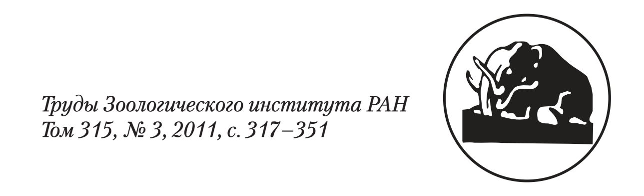
Труды Зоологического института РАН
Том 315, № 3, 2011, с. 317–351



УДК 595.77 (4)

ЛИЧИНКИ ДВУКРЫЛЫХ НАСЕКОМЫХ (DIPTERA), ОБИТАЮЩИЕ НА ТРОСТНИКЕ (*PHRAGMITES AUSTRALIS*): ОБЗОР И ОПРЕДЕЛИТЕЛЬНАЯ ТАБЛИЦА

Э.П. Нарчук

Зоологический институт Российской академии наук, Университетская наб. 1, 199034, Санкт-Петербург, Россия; e-mail: chlorops@zin.ru

РЕЗЮМЕ

В статье дана определительная таблица по взрослым личинкам для 35 видов двукрылых насекомых (Diptera), обитающих на тростнике (*Phragmites australis*) в Европе, и приведен обзор личинок, относящихся к 8 семействам Diptera. Обсуждается разделение ресурсов между рассматриваемыми видами и экологические ниши видов.

Ключевые слова: двукрылые насекомые, личинки, тростник, фитофаги, Diptera, *Phragmites australis*

LARVAE OF MIDGES AND FLIES (DIPTERA) DEVELOPING ON COMMON REED (*PHRAGMITES AUSTRALIS*): REVIEW AND KEY

E.P. Nartshuk

Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, Universitetskaya Emb. 1, 199034 Saint Petersburg, Russia; e-mail: chlorops@zin.ru

ABSTRACT

A key and review are provided for the larvae of Diptera (35 species in 8 families) associated with common reed (*Phragmites australis*) in Europe. Separation of resources and ecological niches of species are discussed.

Key words: flies, larvae, common reed, phytophages, Diptera, *Phragmites australis*

ВВЕДЕНИЕ

Тростник *Phragmites australis* (Cavanilles, 1799) Trinius ex Steudel (=*Ph. communis* Trinius, 1820) – одно из наиболее известных растений прибрежных и влажных местообитаний. Растение относится к трибе Arundineae, в которую включают несколько родов, из них в Палеарктике обитают: *Arundo* Linnaeus, 1753, *Molinia* Schrank, 1789 и более редкие *Danthonia* De Candolle, 1805, *Hakoneckloa* Honda, 1930, *Schismus* Beauvois de Palisot, 1812 и *Sieglingia* Berthelot, 1812 (Цвелёв 1987). Тростник принадлежит к одной из древних групп злаков. Считается, что эволюция трибы Arundineae происходила главным образом на частях бывшей Гондваны (Цвелёв 1987). Отпечатки листьев, сходные с листьями современных тростников, встречаются в верхнемеловых ископаемых флорах (Цвелёв 1976), а *Ph. australis* в ископаемом состоянии найден в миоцене (De la Cruz 1978). Тростник обыкновенный – космополит, известен на всех континентах. В Евразии он произрастает всюду, кроме Арктики (Цвелёв 1976), на севере доходит до 70° с.ш. (Мяло 1962). В Евразии ареал тростника может быть разделен на гумидную и аридную части; первая занимает лесную зону,

вторая – степную и пустынную зоны. В гумидной части ареала спектр местообитаний сужен, в основном это – околоводные и заболоченные места. С севера на юг происходит расширение набора местообитаний и увеличение роли тростника в растительном покрове (Мяло 1962; Мяло и др. 1980). Тростник находит широкое применение в хозяйственной деятельности человека. Он используется как строительный материал, как топливо и для осушения территорий. По мнению Дурска (Durska 1970), бабочка-совка *Archanara dissoluta* (Treitschke, 1825) и муха *Lipara lucens* Meigen, 1830 оказывают наибольшее отрицательное влияние на индустрию тростника в Польше. В последнее время рассматривается возможное использование зарослей тростника для очистки сточных вод (Athen and Tscharntke 1990) и рассматривается учет степени его повреждения галлообразователями для оценки загрязнения, в том числе радиоактивного (Гудков и др. 2005). В настоящее время тростник агрессивно распространяется в Северной Америке и вытесняет виды рода *Typha* и другие нативные виды растений (Chambers et al. 1999). В связи с этим остро стоит проблема контроля тростника, активно изучаются фитофаги, которые могут быть перспективны для контроля биологическими методами (Blossey and Weber 2000; Blossey et al. 2002; Häfliger and Schwarzländer 2000; Tewksbury et al. 2002; Häfliger et al. 2005). Испытываются также другие способы подавления этого растения с целью сохранения биоразнообразия местных растений влажных местобитаний (Ailstock et al. 2001).

Тростник – один из видов растений с богатой фауной насекомых-фитофагов, а также связанных с ними фитосапрофагов, паразитов и хищников (Емельянов 1967), поэтому отмечается важность сохранения зарослей тростников для поддержания биологического разнообразия, и заросли тростника охраняются в Европе вследствие их важной экологической функции (Dely-Dráskovits et al. 1992; Tscharntke 1992). Разными авторами в качестве факторов, детерминирующих богатство видов-фитофагов на растении, выдвигаются разные причины. В их числе фигурируют размер особи растения, сложность его морфологической дифференциации, обширность популяции, разнообразие, размер ареала (Strong 1974, 1979; Strong and Levin 1979; Lawton and Schröder 1977; Rey et al. 1981; Southwood et al. 1982; Zwölfer 1987). Емельянов (1967) определяющим считает ранг растения в сообществе; он показал, что растения–доминанты имеют наиболее богатую фауну моно- и олигофагов. Интересные соображения высказаны авторами, рассматривающими растение как остров с позиций островной биогеографии (Janzen 1973; Opler 1974; Karis et al. 1980). Большое значение придается центрам происхождения растений (Wapshere 1974; Cornell 1984). Тестируются также гипотезы о влиянии времени и места длительного произрастания вида (Rey et al. 1981; Southwood et al. 1982).

Тростник выступает как доминантный вид в разных местообитаниях, имеет огромный ареал, образует обширные популяции, обладает мощной вегетативной сферой. Около 200 видов фитофагов обитают на тростнике. До 30% стеблей растения бывает повреждено (Skuhravý 1980). Представители 7 отрядов насекомых и 1 семейства клещей известны как специфические фитофаги тростника (Нарчук 1996).

Цель настоящей статьи – дать определитель личинок двукрылых насекомых, которые обитают на тростнике в Европе. Очень краткая таблица для определения фитофагов тростника дана Буром (Buhr 1965). В нее включены насекомые, клещи и грибы, но раздел по двукрылым насекомым и, в особенности по злаковым мухам, в ней очень неполный. Также таблицы для определения насекомых – фитофагов тростника по повреждениям – были составлены Скугравы и Хафлигером (Skuhravý 1980; Hafliger 2007), но в них не были включены некоторые фитофаги, хищные виды и инквилины фитофагов. Определительные таблицы личинок были опубликованы только для рода *Lipara* Meigen, 1830 (Chvála et al. 1974; Бешовски 1995).

КРАТКИЙ МОРФОЛОГИЧЕСКИЙ ОЧЕРК СТРОЕНИЯ ВЗРОСЛЫХ ЛИЧИНОК DIPTERA

Ключ для определения личинок необходимо предварить кратким описанием морфологии взрослых личинок двукрылых. На тростнике развиваются представители всех 3 подотрядов Diptera, на которые традиционно разделяется этот отряд: Nematocera, Brachycera – Orthorrhapha и Brachycera – Cyclorrhapha. Строение личинок представителей этих подотрядов значительно раз-

личается, особенно в структурах головы, ротовых частей и дыхательной системы. Общей чертой является отсутствие конечностей и в ряду от Nematocera к Cyclorrhapha – сокращение до полного исчезновения склеротизованной головной капсулы и видоизменение ротовых частей.

Большинство личинок представителей Nematocera имеет развитую склеротизованную головную капсулу, но за счет тростника развиваются из этого подотряда только представители семейства галлиц (Cecidomyiidae), а их личинки значительно отличаются от личинок других представителей подотряда, поэтому охарактеризуем только личинок галлиц. Личинки галлиц (Cecidomyiidae) лишены склеротизованной головной капсулы и ротовых частей. Тело веретеновидное или уплощенное; как правило, сужено к переднему и заднему концу; состоит из головы, шейного, 3 грудных и 9 брюшных сегментов (Рис. 1–3). Тело личинок обычно окрашено в светло-желтые, розовые или оранжевые тона. На голове имеются обычно двучленистые антенны (Рис. 4), а на дополнительном шейном сегменте располагаются глазные пигментные пятна. У личинок последнего возраста на первом грудном сегменте вентрально имеется небольшой склерит – лопаточка (Рис. 2). Лопаточка обычно состоит из передней расширенной части – головки, часто несущей на переднем крае зубцы, и вытянутой задней части – рукоятки (Рис. 21–31). На теле дорсально и вентрально располагаются выросты, называемые папиллами и часто несущие короткую щетинку, а также другие выросты. Дыхальца расположены на 1-м грудном и 1–8-м брюшных сегментах.

У Brachycera – Orthorrhapha только одно семейство ассоциировано с тростником – Dolichopodidae. Личинки Dolichopodidae белые; тело цилиндрическое, спереди слегка заострено, состоит из головы, 3 грудных и 8 брюшных сегментов (Рис. 32). Головная капсула в большой степени десклеротизирована и редуцирована, но частично сохраняет склеротизацию и темную пигментацию с дорсальной стороны, ротовые органы частично втянуты в грудные сегменты. Ротовые части черные, и в них различают мандибулярно-максиллярные склериты, которые слегка выступают наружу, фарингеальный склерит и две пары длинных стержней: тенториальные и расширяющиеся на концах метацефалические. Стержни заходят далеко назад в грудные сегменты (Рис. 33).

Большинство обитающих на тростнике видов относится к высшим двукрылым – Brachycera – Cyclorrhapha, поэтому их строение необходимо описать более детально. Личинки имеют удлиненное тело, более узкое на переднем конце. Тело состоит из 12 сегментов: головного, 3 грудных и 8 брюшных (Рис. 37, 74). Личинки высших двукрылых обычно имеют 3 возраста. Головной сегмент часто разделен продольным углублением на 2 доли; он несет двучленистые антенны и сенсорные папиллы, обозначаемые как максиллярные и фронтальные органы. Вокруг ротового отверстия располагаются каналы, прямые или образующие сеть. Края каналов бывают зазубренными. Максиллярные и фронтальные папиллы и каналы образуют так называемую лицевую маску, характерную для видов или их групп. В связи с тем, что рассмотрение лицевой маски обычно требует специальной обработки личинок, в предлагаемом ключе эти признаки не используются. Ротовые части склеротизованы и состоят из расположенных последовательно парных частей: мандибулы; гипостомальные (интермедиальные) склериты, связанные перемычкой; цефалофарингеальные склериты, разделенные сзади на дорсальные и вентральные крылья. От цефалофарингеального склерита вдоль гипостомального проходит узкий парастомальный склерит (Рис. 40, 45, 53, 56, 60, 65, 69). Ротовые крючки выступают из ротового отверстия, остальные части ротоглоточного аппарата погружены в грудные сегменты. Ротовые крючки считаются гомологами мандибул, у них различают вершинный и базальный зубцы. У некоторых видов, в основном у фитофагов, между этими основными зубцами располагаются дополнительные зубцы, часто в 2 ряда (Рис. 46, 54, 66). У личинок 2-го и 3-го возраста обычно имеются передние дыхальца, которые расположены на 1-м грудном сегменте по бокам или дорсально. Обычно каждое дыхальце в апикальной части разделено на несколько лопастей (папилл), которые могут быть очень короткими или же удлиненными (Рис. 42, 47, 51, 72). Задние дыхальца развиты у личинок всех возрастов. Они располагаются на 8-м брюшном сегменте или на особых выростах этого сегмента – стигмофорах (Рис. 36, 43, 88, 94, 99). Дыхальцевая пластинка задних дыхалец у взрослых личинок имеет 3 овальных отверстия различной формы (обычно коротко- или удлиненно-овальных); у личинок 1–2-го возрастов

задние дыхальца обычно лишь с двумя отверстиями округлой или овальной формы. У многих личинок на дыхальцевой пластинке имеются 4 интерстигмальных разветвляющихся волоска или пучка волосков, прикреплённых между дыхальцевыми отверстиями или кнаружи от них (Рис. 41, 73, 77, 80, 91). Анальное отверстие находится на вентральной стороне 8-го брюшного сегмента, обычно овальное, продольное или поперечное, редко щелевидное. У личинок серии Calyptrata на 8-м брюшном сегменте вокруг задних дыхалец расположены несколько (10–12) мембранозных выростов (Рис. 39, 43). Органами движения личинок служат утолщения на вентральной стороне тела на границах брюшных сегментов, так называемые ползательные валики. Они обычно покрыты небольшими, часто очень мелкими склеротизованными утолщениями – спикулами, часто различающимися по размеру (Рис. 64, 67, 68, 71, 74, 78, 84). Подобные же спикулы обычно опоясывают грудные сегменты. Спикулы иногда имеются на дорсальной и боковых сторонах брюшных сегментов. Пупарий – склеротизованная кутикула личинки 3-го возраста; наиболее часто пупарий темноокрашенный, бочонковидной или цилиндрической формы. Головной и грудные сегменты при образовании пупария втягиваются внутрь и сильно деформируются. Лицевую маску на пупариях увидеть почти невозможно, но все остальные признаки личинки сохраняются. Ротоглоточный аппарат помещается внутри пупария (Рис. 95–97).

Для диагностики личинок и пупариев используются особенности строения ротоглоточного аппарата, передних и задних дыхалец и система расположения спикул на грудных и брюшных сегментах. Личинок фиксируют кратким погружением в кипящую воду с последующим хранением в 70% спирте. Для рассматривания ротоглоточного аппарата необходимо выдерживание личинок в 10% растворе KOH с последующим промыванием водой и приготовление временных препаратов в глицерине или постоянных – в канадском бальзаме. Спикулы вооружения личинок бывают хорошо видны при окрашивании шкурки личинки кислым фуксином. При изучении пупариев их также обрабатывают щелочью, и ротоглоточный аппарат извлекают из пупария. Ротоглоточный аппарат и спикулы вооружения рассматривают в микроскоп с объективом 20× или 40×.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВЗРОСЛЫХ ЛИЧИНОК DIPTERA И ПУПАРИЕВ DIPTERA CYCLORRHAPHA, ОБИТАЮЩИХ НА ТРОСТНИКЕ (*PH. AUSTRALIS*)

В ключе рассматриваются двукрылые, которые развиваются в надземных частях тростника.

1. Личинки или пупарии на поверхности листьев или влагалищ тростника, иногда за влагалищем, обычно в колониях тлей или среди червецов. Если в пупариях, обнаруженных на поверхности листьев, ротовые крючки (мандибулы) сочленены с последующими склеритами боковой стороной (Рис. 45, 49, 53), следует перейти на тезу 9 2
– Личинки в тканях листьев, за влагалищами листьев, но не в колониях тлей, внутри междоузлий (в том числе в стеблевых галлах) или в вершинной части побегов, которые могут быть утолщены или преобразованы в сигаровидный галл. 4
2. На переднем конце тела – небольшая головная капсула с короткими антеннами; нет относительно крупных склеротизованных ротовых частей, погруженных в грудные сегменты. На вентральной стороне 1-го грудного сегмента у взрослых личинок имеется небольшой склеротизованный склерит – лопаточка (Рис. 3, 6). Личинки до 5 мм длиной с узким телом, подвижные, белые или часто окрашенные – желтоватые, розоватые, оранжевые. В колониях тлей *Hyalopterus pruni* Geoffroy, 1762. . . . . Галлицы Cecidomyiidae – хищная галлица *Aphidoletes aphidimyza* (Rondani, 1847) (= *Phaenobremia aphidivora* Rübsaamen, 1891)
– Головная капсула отсутствует. На переднем конце тела личинки хорошо заметны склеротизованные ротовые части, частично помещающиеся внутри тела (Рис. 34, 37, 39) 3
3. Личинки разного размера, взрослые – до 15 мм длиной; тело заметно дорсовентрально уплощенное, с дорсальной стороны обычно с характерной окраской. Задние дыхальца на последнем сегменте тела тесно сближены. Личинки – хищники, обычно в колониях тлей и червецов . . . . Мухи – журчалки Syrphidae (подсемейство Syrphinae)
– Личинки не более 5 мм (реже 7–8 мм) длиной, тело слабо дорсовентрально уплощено. Задние дыхальца на последнем сегменте тела широко расставлены и часто направлены в стороны (Рис. 37). Мандибулы маленькие, с острым вершинным зубцом и без дополнительных зубцов на вентральной поверхности (Рис. 38). Личинки – хищники, обычно в колониях тлей и червецов . . . . Мухи-серебрянки Chamaemyiidae – *Leucopis argentata* Heeger, 1848
4. На переднем конце тела нет склеротизованных ротовых частей. На вентральной стороне 1-го грудного сегмента у личинок 3-го возраста может быть развит

небольшой склеротизованный склерит – лопаточка (Рис. 2, 21–31). Личинки младших возрастов не имеют лопаточки и не могут быть определены по данной таблице, составленной только для взрослых личинок. Личинки до 5 мм длиной, белые или окрашенные (желтоватые, розоватые, красные), в утолщенных мелких боковых побегах или в зерновидных утолщениях на внутренней стенке стебля или внутри междоузлий центрального стебля. Галлицы – Cecidomyiidae 5

– На переднем конце тела личинки хорошо заметны склеротизованные, обычно черные ротовые органы, продолжающиеся в грудных сегментах, и часто менее склеротизованные другие части ротоглоточного аппарата (Рис. 64, 64, 78). Лопаточка всегда отсутствует. Личинки белые или желтоватые 8

5. Многочисленные сравнительно крупные (3–5 мм) желтоватые личинки находятся внутри утолщенных боковых побегов тростника, заполненных темно-коричневой или черноватой ватообразной массой, в отдельных камерах (Рис. 114, 115). Лопаточка как на Рис. 21–26 . . . . .Тростниковая галлица *Lasioptera arundinis* Schiner, 1854

– Личинки внутри центрального стебля, который обычно внешне не изменен 6

6. Каждая личинка помещается в однокамерном овальном галле, образованном на внутренней стенке стебля. Полностью сформированный галл желтой или коричневатой окраски, достигает длины до 6 мм и похож на зерно пшеницы (Рис. 116, 117). Личинки белые до оранжевых, 3–5 мм длиной. Лопаточка – Рис. 8–13. Куколка с выростами на голове (Рис. 7) . . . . *Giraudiella inclusa* (Frauenfeld, 1862)

– Личинки внутри междоузлий центрального стебля, иногда многочисленные, но галлов не образуют. Стебель тростника не изменен внешне или может быть слегка утолщен, и стенки междоузлий, содержащих личинок, более темной окраски 7

7. В верхних междоузлиях не цветущих и не плодоносящих стеблей многочисленные (от 20 до 200 экз.) розово-красные личинки длиной до 3 мм. Личинки помещаются в нижней части междоузлия (Рис. 118). У взрослых личинок лопаточка слабо склеротизована и может быть явственно развита только в ее передней части (т.е. без рукоятки) (Рис. 15–17) . . . . *Microlasioptera flexuosa* (Winnertz, 1853)

– Оранжево-желтые до 5.3 мм длиной личинки внутри междоузлий, заполненных темно-коричневой или черноватой ватообразной массой с гифами грибов. Лопаточка явственно склеротизованная, обычно с рукояткой, у взрослых личинок черно-коричневая (Рис. 27–31) . . . . *Lasioptera hungarica* Möhn, 1968

8. Мандибулы разного размера, асимметричные; короткая мандибула присоединяется посередине длинной. Голова частично втянута в переднегрудь. Метацефалические тяжи расширяются на заднем конце. Личинки перипнейстичные, имеется 8 пар мелких слабо заметных дыхалец (Рис. 32, 33). Личинки в ходах внутри стебля . . . . Мухи зеленушки Dolichopodidae – род *Thrypticus* Gerstäker, 1864

– Ротовые крючки (мандибулы) симметричные, одинаковые по длине. Личинки амфипнейстичные, имеются только передние и задние дыхальца или личинки метапнейстичные, имеются только задние дыхальца 9

9. Ротовые крючки (мандибулы) сочленены с последующими склеритами боковой стороной и двигаются в горизонтальной плоскости (Рис. 45, 49, 53). Передние дыхальца расположены на дорсальной стороне 1-го грудного сегмента. Личинки в минах на листьях или влагалищах листьев (Рис. 108–113). Минирующие мухи Agromyzidae 10

– Мандибулы сочленены с последующими склеритами задним концом и двигаются в вертикальной плоскости (Рис. 65, 69, 76, 82). Передние дыхальца расположены по бокам 1-го грудного сегмента, реже отсутствуют. Личинки внутри побегов, в сигаровидных галлах на стебле (Рис. 100–103), среди листьев, собранных на вершине галла; реже личинки в минах на листьях 19

10. Мины на влагалищах листа (Рис. 112). Мандибулы личинки с 3 зубцами (вершинный и 2 дополнительных – Рис. 120). Передние дыхальца двураздельные с 9–11 отверстиями (Рис. 121) . . . . *Cerodontha (C.) phragmitophila* (Hering, 1935)

– Мины на пластинке листа (Рис. 108–111) 11

11. Мандибулы личинки с 2 зубцами: вершинный и один дополнительный (Рис. 49, 50, 53, 56, 61) 12

– Мандибулы личинки с 3–4 зубцами (вершинный и 2–3 дополнительных) (Рис. 46, 125) 15

12. Задние дыхальца личинки маленькие и расставлены широко, расстояние между ними вдвое превышает ширину дыхальца (Рис. 55, 63). В каждой мине одна личинка 13

– Задние дыхальца личинки сближены, расстояние между ними менее двойной ширины дыхальца (Рис. 52, 62). В одной мине могут быть несколько личинок 14

13. Отверстия задних дыхалец расположены под углом 80° (Рис. 63). Пупарий вне мины. Мина – см. Рис. 110 . . . . *Agromyza baetica* Griffiths, 1963

– Отверстия задних дыхалец расположены под углом 90–100° (Рис. 55). Пупарий в мине. Мина – см. Рис. 109 . . . . *Argomyza graminicola* Hendel, 1931

14. Отростки цефалофарингеального склерита слабо склеротизованы, почти прозрачные (Рис. 49) . . . . *Agromyza phragmitidis* Hendel, 1922

– Отростки цефалофарингеального склерита более склеротизованы, почти черные (Рис. 56, 60) . . . . *Agromyza hendeli* Griffiths, 1963 и *A. spenceri* Griffiths, 1963

15. Задние дыхальца сильно увеличены, с извитыми дыхальцевыми отверстиями (Рис. 127). Личинка желтая. Окукливание обычно в мине, редко вне ее, и тогда пупарий прикреплен к листу. Пупарий черный с фиолетовым или синим отливом, заметно сегментирован, сильно сужен сзади, и задние дыхальца приподняты к дорсальной стороне (Рис. 128). В мине несколько личинок. Мина – см. Рис. 111 . . . *Cerodontha (Poemyza) phragmitidis* Nowakowski, 1967
– Задние дыхальца не увеличены, дыхальцевые отверстия округлые или овальные (Рис. 137, 143) 16
16. Мандибулы с 3 зубцами: вершинный и 2 дополнительных. Дорсальный отросток цефалофарингеального склерита шире вентрального, заметно склеротизован (Рис. 130). Окукливание в мине. Пупарий желто-коричневый, 2.5–3 мм длиной, сужен сзади (Рис. 132, 133). Мина – см. Рис. 113 . . . . *Cerodontha (C.) denticornis* (Panzer, 1806)
– Мандибулы с 4 зубцами: вершинный и 3 дополнительных (Рис. 45, 46, 125, 135) 17
17. Отростки цефалофарингеального склерита узкие и слабо склеротизованные, почти прозрачные (Рис. 135, 141). Передние дыхальца с 7–11 отверстиями (Рис. 136, 142). Задние дыхальца с 3 отверстиями (Рис. 137, 143) 18
– Отростки цефалофарингеального склерита более склеротизованы, дорсальный шире вентрального (Рис. 45). Передние дыхальца с 16–20 отверстиями (Рис. 47). Задние дыхальца расставлены на расстояние в 1.5–2 раза превышающее ширину дыхальца; отверстия расположены под углом 100° (Рис. 48) . . . . *Agromyza nigripes* Meigen, 1830
18. Щетка ниже задних дыхалец без темного придатка (Рис. 137). Пупарий гладкий, до 3 мм длиной (Рис. 138, 139) . . . . *Cerodontha (Poemyza) incisa* (Meigen, 1830)
– Щетка ниже задних дыхалец с темным придатком (Рис. 143). Пупарий до 2.7 мм длиной (Рис. 144) . . . . *Cerodontha (Poemyza) pygmaea* (Meigen, 1830)
19. На заднем конце тела личинки вокруг задних дыхалец имеется несколько небольших мембранозных выступов (Рис. 39, 43). Под ротовыми крючками с острым вершинным зубцом расположены небольшие дентальные склериты (Рис. 40). Передние дыхальца двулопастные (Рис. 42). Хитиновые спикулы опоясывают все сегменты тела, кроме последнего. На последнем сегменте хитиновое вооружение имеется только вентрально (Рис. 39). Задние дыхальца с пучками разветвленных интерстигмальных волосков (Рис. 41). Взрослые личинки до 9 мм длиной. Личинки в галлах злаковых мух *Lipara* и *Platycephala* Fallén, 1820 или внутри междоузлий растений, поврежденных гусеницами бабочек; реже – в растениях, не поврежденных другими насекомыми, но имеющих засохший и пожелтевший центральный лист . . . . Scathophagidae – *Cleigastra apicalis* (Meigen, 1826)
– На заднем конце тела личинки вокруг задних дыхалец нет мембранозных выростов. Задние дыхальца расположены на поверхности 8-го брюшного сегмента или на выростах этого сегмента – стигмофорах, иногда заостренных (Рис. 36, 74, 77, 88, 94). Дентальные склериты имеются или отсутствуют 20
20. Стигмофоры, на которых расположены задние дыхальца, конические заостренные (Рис. 34, 36). Передние дыхальца отсутствуют. Ротовой крючок (мандибула) узкий, заостренный, без дополнительных зубцов; гипостомальный и цефалофарингеальный склериты слиты; цефалофарингеальный склерит характерной формы – узкий, удлиненный (Рис. 35). Личинки и пупарии, как правило, в минах на листьях . . . . Мухи-береговушки Ephydridae – ячменный минер *Hydrellia griseola* (Fallén, 1813)
– Задние дыхальца расположены на поверхности тела или на стигмофорах, которые не бывают коническими заостренными (Рис. 74, 77, 88, 94). Передние дыхальца имеются. Личинки в побегах, в сигаровидных галлах, в которые превращена вершина главного стебля, или в нерасправленных листьях на вершине галлов (Рис. 100–107). Злаковые мухи Chloropidae 21
21. Задние дыхальца расположены на поверхности тела (Рис. 64, 68, 146, 151, 157, 163). Гипостомальный и цефалофарингеальный склериты слиты (Рис. 65, 69, 150, 153, 159, 165). Мандибулы массивные (Рис. 154, 160, 166). Личинки длиной 5 мм и более 22
– Задние дыхальца расположены на выростах 8-го брюшного сегмента – стигмофорах (Рис. 74, 77, 88, 95–97, 179, 180). Гипостомальный склерит сочленен или слит с цефалофарингеальным склеритом, мандибулы не столь массивные (Рис. 76, 82, 89, 169, 177). Личинки длиной до 5 мм 27
22. Брюшные сегменты лишены вооружения: ряды склеротизованных спикул на брюшных сегментах отсутствуют. На грудных сегментах могут быть дорсально небольшие отдельные папиллы. На переднем или на переднем и заднем конце тела личинки имеется склеротизация в виде темноокрашенных частей (Рис. 146, 147, 151, 152, 157, 158, 163, 164). *Lipara* Meigen 24
– Брюшные сегменты дорсально или также вентрально с несколькими рядами мелких склеротизованных спикул (Рис. 64, 68). Небольшой участок склеротизации имеется только на дорсальной стороне 1-го грудного сегмента; на остальных грудных сегментах и последнем сегменте тела нет склеротизации, за исключением рядов спикул. *Platycephala* Fallén, 1820 23
23. Ряды спикул расположены на теле личинки дорсально и вентрально (Рис. 64). Часть спикул – круп-

ные, крючкообразно загнутые (Рис. 67). Ротовой крючок на вентральной поверхности с 2 рядами дополнительных зубцов, каждый ряд из 3 зубцов (Рис. 65, 66). Личинки до 7.7 мм длиной, в вершинной части стебля, которая слегка увеличена в диаметре, но четко сформированного сигаровидного галла не образуется. Центральный лист таких побегов обычно желтеет и засыхает .... *Platycephala planifrons* (Fabricius, 1798)

– Ряды спикул расположены только вентрально на теле личинки, кроме грудных сегментов (Рис. 68). Спикулы небольшие, одинаковые по размеру (Рис. 71). Ротовой крючок с мелкими зубцами (Рис. 69). Личинки до 6.5 мм длиной, в укороченных побегах, едва выступающих над поверхностью .... *Platycephala umbraculata* (Fabricius, 1794)

24. Головной (передний) и 2 или 3 грудных сегмента, а иногда и последний сегмент, со склеротизацией дорсально, черные или черноватые (Рис. 146, 147, 151, 152). По заднему краю грудных сегментов имеются склеротизованные папиллы. Передние дыхальца с 10–14 пальцевидными выростами (Рис. 148, 155) 25

– Только головной (передний) сегмент со склеротизацией (Рис. 157, 158, 163, 164). По заднему краю грудных сегментов папиллы отсутствуют. Передние дыхальца с 5–9 пальцевидными папиллами (Рис. 161, 167) 26

25. Только 3 передние сегмента (головной, 1-й и 2-й грудные) дорсально зачернены (склеротизованы) (Рис. 146, 147). Последний сегмент без склеротизации. Ротовой крючок с двумя рядами дополнительных зубцов по 3 в каждом ряду (Рис. 150). Личинки в заметных сигаровидных галлах с одревесневшими стенками укороченных междоузлий внутри галла, ход личинки проходит через 6–9 междоузлий (Рис. 100, 104). Личинки белые, до 10 мм длиной, малоподвижные (Рис. 146) ...... *Lipara lucens* Meigen,1830

– Четыре передних сегмента (головной и 1–3-й грудные) и последний сегмент дорсально зачернены (склеротизированы) (Рис. 151, 152). Ротовой крючок с 2 рядами дополнительных зубцов, по 2 зубца в каждом ряду (Рис. 153, 154). Передние дыхальца с 9–11 пальцевидными выростами (Рис. 155). Задние дыхальца с интерстигмальными волосками (Рис. 156). Личинки до 10 мм длиной, малоподвижные, в слабозаметных утолщениях вершины стебля растения; междоузлия растения укорочены, но не одревесневшие (Рис. 103) ..... *Lipara similis* Schiner, 1854

26. 1-й головной сегмент тела склеротизован (зачернен) дорсально и вентрально (Рис. 164). Мелкие спикулы имеются только на 1-м грудном сегменте вентрально и около анального отверстия. Ротовой крючок только с 1 дополнительным зубцом в каждом ряду позади апикального зубца (Рис. 165, 166). Передние дыхальца с 6–9 пальцевидными выростами (Рис. 167). Личинки желтоватые, 8–9 мм длиной, малоподвижные, в слабо выраженных галлах на вершине стеблей растения; ход личинки проходит через 2–4 междоузлия (Рис. 101) .... *Lipara rufitarsis* Loew, 1858

– 1-й (головной) сегмент тела склеротизован (зачернен) только дорсально. Мелкие спикулы имеются вентрально на головном сегменте, 1-м грудном, вентрально и дорсально, и на 2-м грудном только вентрально (Рис. 158). Ротовой крючок с 2 дополнительными зубцами в каждом ряду позади апикального зубца (Рис. 159, 160). Передние дыхальца с 4–5 пальцевидными выростами (Рис. 161). Личинка 6–9 мм длиной, довольно толстая, вальковатая, малоподвижная, в хорошо выраженных галлах на вершинах стеблей растения; личинки не делают хода в междоузлиях (Рис. 102) .... *Lipara pullitarsis* Doskočil et Chvála, 1971

27. Гипостомальный склерит четко отделен от фарингеального, не слит с ним (Рис. 76, 82, 89) 29

– Гипостомальный склерит слит с фарингеальным (Рис. 169, 177). На вентральной стороне брюшных сегментов вооружение представлено одним рядом мелких спикул или спикулы отсутствуют, за исключением области вокруг анального отверстия. *Calamoncosis* Enderlein, 1911 28

28. Ротоглоточный аппарат с более массивными, сильно склеротизованными ротовыми крючками (Рис. 169, 172). Передние дыхальца с 4–6 пальцевидными выростами (Рис. 171). Заднедыхальцевая пластинка без интерстигмальных волосков (Рис. 173). Брюшные сегменты вентрально без рядов спикул. Личинки 5–7 мм длиной с узким телом, развиваются как инквилины в свернутых листьях над галлами *Lipara* .... *Calamoncosis minima* (Strobl, 1983)

– Ротоглоточный аппарат с менее сильно склеротизованными ротовыми крючками, которые несут 2 ряда дополнительных зубцов по вентральному краю (Рис. 177, 178). Передние дыхальца с 5–7 пальцевидными выростами (Рис. 175). Дыхальцевая пластинка задних дыхалец с интерстигмальными разветвленными волосками (Рис. 176). Личинки 4–5 мм длиной, с узким телом, развиваются как инквилины, в верхних листьях растений, заселенных *Platycephala planifrons* .... *Calamoncosis aprica* (Meigen, 1830)

29. Анальное отверстие продольное (Рис. 99). Мандибулы узкие, серповидные, без дополнительных зубцов на вентральной стороне (Рис. 98). Интерстигмальные волоски на задних дыхальцах довольно длинные и многократно разветвленные. Тело личинки с хорошо выраженной сегментацией. Личинки 4–5 мм длиной, развиваются как инквилины в побегах тростника, поврежденных другими насекомыми, в основном в галлах *Lipara* spp. ....

. . . . Anthomyzidae, *Anthomyza gracilis* Fallèn, 1823 и *A. collini* Andersson, 1976
– Анальное отверстие овальное, поперечное (Рис. 77, 94). Мандибулы более массивные с мелкой зазубренностью по вентральному краю (Рис. 76, 82, 89). Сегментация тела менее выражена. Интерстигмальные волоски на задних дыхальцах более короткие 30
30. Нет спикул вокруг анального отверстия (Рис. 185). Личинка длиной 3–5 мм, пупарий 2–3 мм . . . . *Incertella zuercheri* Duda, 1933
– Анальное отверстие окружено спикулами (Рис. 77, 94). Взрослые личинки не менее 4 мм, пупарии 3–4 мм. *Cryptonevra* Lioy, 1864 31
31. На ползательном валике между 2–3-м абдоминальными сегментами передние линии спикул в средней части разорваны и раздвинуты по сторонам (Рис. 92). Передние дыхальца с 4–9 папиллами (Рис. 90) . . . . *Cryptonevra flavitarsis* (Meigen, 1830)
– На ползательном валике между 2–3-м абдоминальными сегментами передние линии спикул не раздвинуты по сторонам, а сплошные, или имеются 1–2 короткие линии, расположенные посередине (Рис. 81, 84). Передние дыхальца с 4–8 папиллами (Рис. 79, 83) 32
32. На ползательных валиках между 2–3-м и 7–8-м абдоминальными сегментами передние линии спикул сплошные (Рис. 84). Передние дыхальца с 6–8 папиллами (Рис. 83) . . . . *Cryptonevra diadema* (Meigen, 1830)
– На ползательных валиках между 2–3-м абдоминальными сегментами передние линии спикул короткие, между 7–8-м абдоминальными сегментами передние линии спикул раздвинуты по сторонам (Рис. 78, 81). Передние дыхальца с 4–7 папиллами (Рис. 79) . . . . *Cryptonevra nigritarsis* (Duda, 1933)

ОБЗОР ДВУКРЫЛЫХ НАСЕКОМЫХ, РАЗВИВАЮЩИХСЯ НА ТРОСТНИКЕ

Семейство Cecidomyiidae – галлицы

В этом семействе 9 видов из 6 родов могут встречаться на тростнике в Европе (Waitzbauer 1971; Waitzbauer et al. 1973; Skuhravý 1980; Skuhravá and Skuhravý 1981). Тесно ассоциированы с тростником растительноядные виды, питающиеся тканями растения (Нарчук 1996). Растительноядные виды – монофаги тростника. С тростником связаны также несколько видов галлиц с хищными личинками. Кроме *Aphidoletes aphidimyza* (Rondani, 1847), которая питается тлями, живущими на листьях, остальные хищные галлицы живут внутри стеблей тростника или в галлах. Хищные галицы *Lestodiplosis gracilis* Nijveldt, 1953 и *L. inclusae* Kieffer, 1909 ассоциированы с галлообразующей галлицей *Giraudiella inclusa* (Frauenfeld, 1862) и с галлами *Lipara* spp. (Chloropidae); хищная галлица *Lestodiplosis tarsonemi* Rübsaamen, 1895 ассоциирована с растительноядным галлообразующим клещом *Steneotarsonemus phragmitidis* (von Schlechtendal, 1898).

Aphidoletes aphidimyza **(Rondani, 1847)**
(Рис. 3–6)

Неспециализированный хищник, встречается в колониях тлей на разных растениях. Личинка белая, подвижная. Головная капсула вытянутая, ее длина превосходит ширину. Второй сегмент антенн удлинен и утончается к вершине. Сегменты тела с рядами крупных, на вершине закругленных бугорков. Анальная щель с продольными рядами шипиков.

Giraudiella inclusa **(Frauenfeld, 1862)**
(Рис. 7–13; 116, 117)

= *G. incurvans* Nijveldt, 1953, указывался также как *Perrisia inclusa*.

Личинки белые до оранжевых, длиной до 4.5 мм, живут внутри центрального стебля. Первая генерация заселяет наиболее часто 3-е и 4-е междоузлия, вторая генерация – 8–10-е междоузлия. Лопаточка с двумя передними и двумя боковыми выступами. Каждая личинка образует на внутренней стенке стебля однокамерный овальный галл. Полностью сформированный галл желтой или коричневатой окраски, достигает длины до 6 мм и похож на зерно пшеницы. Зимуют личинки в галлах. Имаго вылетают весной. Яйца откладываются на наружную стенку стебля, которая не покрыта влагалищем листа, и личинка самостоятельно проникает внутрь междоузлия, в паренхему. Вначале галлы мягкие, округлые, затем становятся твердыми и деревянистыми. Галлы обычно располагаются в средних междоузлиях стебля тростника, чаще всего в 3–5 междоузлиях на высоте 30–60 см над грунтом. К августу личинки, закончив питание, находятся в «пупарии», образованном шкуркой личинки 2-го возраста. Окукливание происходит у части популяции летом, и появляется немногочис-

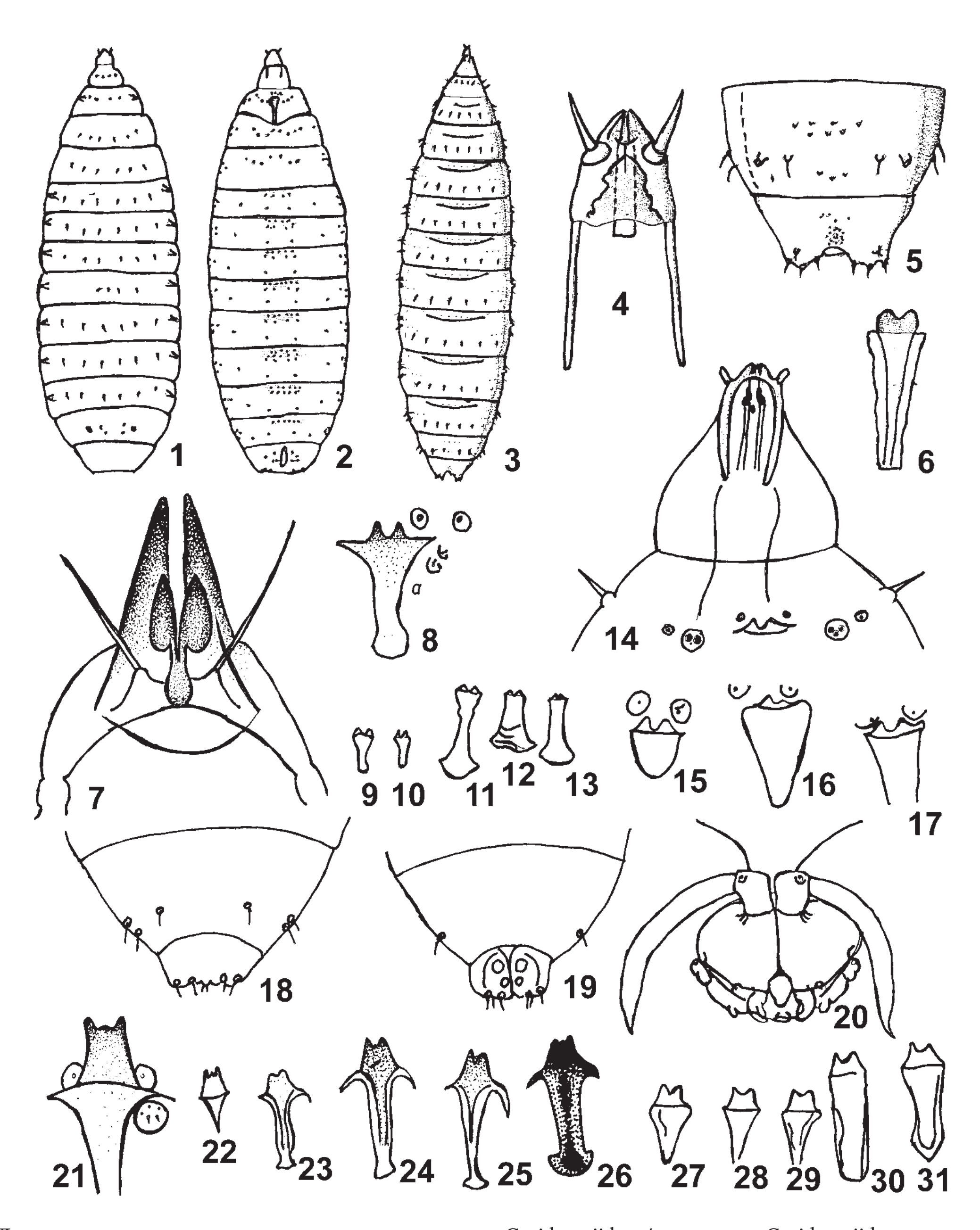


Рис. 1–31. Детали строения взрослых личинок и куколок галлиц Cecidomyiidae: 1 – личинка Cecidomyiidae, дорсально; 2 – то же, вентрально; 3–6 – *Aphidoletes aphidimyza*: личинка дорсально (3), голова (4), задний конец тела (5), лопаточка (6); 7–13 – *Giraudiella inclusa*: передний конец куколки (7), варианты формы лопаточки (8–13); 14–20 – *Microlasioptera flexuosa:* голова (14), варианты формы лопаточки (15–17), задний конец личинки, дорсально (18), вентрально (19), передний конец куколки (20); 21–26 – *Lasioptera arundinis*, варианты формы лопаточки; 27–31 – *L. hungarica*, варианты формы лопаточки. По: Мамаев и Кривошеина 1965 (1, 2); Roberti 1946 (3–6); Skuhravá and Skuhravý 1960 (7, 8, 21); Waitzbauer 1971 (18–20); остальные – Skuhravá and Skuhravý 1981.

Figs 1–31. Details of structure of the last instar larvae and pupae of Cecidomyiidae: 1 – larva of Cecidomyiidae from dorsal; 2 – the same, from ventral; 3–6 – *Aphidoletes aphidimyza*: larva from dorsal (3), head (4), posterior part of body (5), variants of shape of spatula (6); 7–13 – *Giraudiella inclusa*: anterior part of pupa (7), variants of shape of spatula (8–13); 14–20 – *Microlasioptera flexuosa:* head (14), variants of shape of spatula (15–17), posterior part of body from dorsal (18) and ventral (19), anterior part of pupa (20); 21–26 – *Lasioptera arundinis*, variants of shape of spatula; 27–31 – *L. hungarica*, variants of shape of spatula. After: Mamaev and Krivosheina 1965 (1, 2); Roberti 1946 (3–6); Skuhravá and Skuhravý 1960 (7, 8, 21); Waitzbauer 1971 (18–20); Skuhravá and Skuhravý 1981 (others).

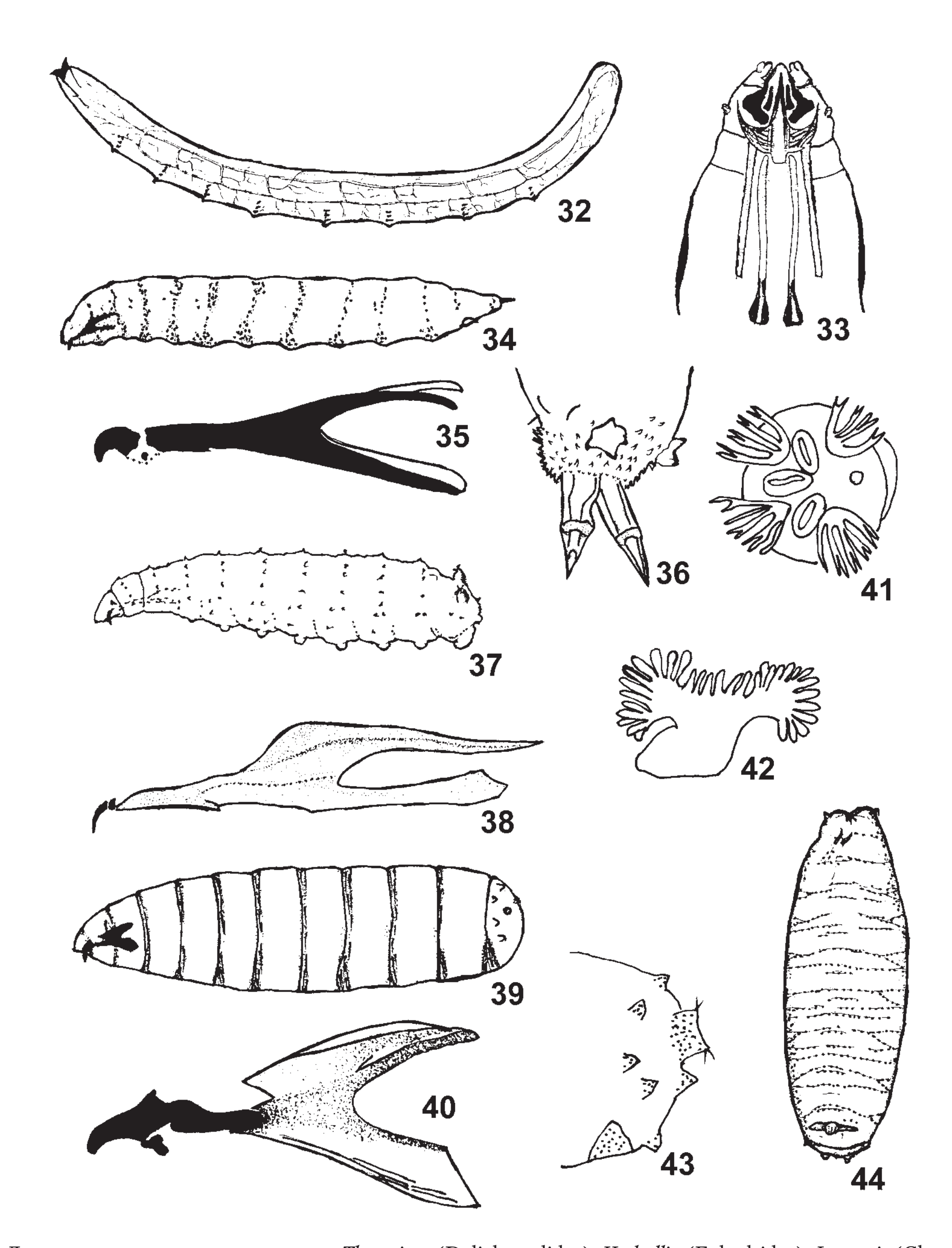


Рис. 32–44. Детали строения взрослых личинок *Thrypticus* (Dolichopodidae), *Hydrellia* (Ephydridae), *Leucopis* (Chamaemyiidae) и *Cleigastra* (Scathophagidae): 32 – *Thrypticus smaragdinus*, общий вид личинки сбоку; 33 – голова личинки Dolichopodidae; 34–36 – *Hydrellia griseola*: общий вид личинки сбоку (34), ротоглоточный аппарат (35), задний конец личинки вентрально (36); 37, 38 – Chamaemyiidae: общий вид личинки *Leucopis* сбоку (37), *L. argentata*, ротоглоточный аппарат (38); 39–44 – *Cleigastra apicalis*: общий вид личинки сбоку (39), ротоглоточный аппарат (40), заднее дыхальце (41), переднее дыхальце (42), расположение бугорков на заднем конце личинки (43), пупарий вентрально (44). По: Lübben 1908 (32); Gregarick 1959 (34–36); McAlpine and Tanasijtshuk 1972 (38); Grochowska 2006b (39–42, 44).

Figs 32–44. Details of structure of the last instar larvae *Thrypticus* (Dolichopodidae), *Hydrellia* (Ephydridae), *Leucopis* (Chamaemyiidae) and *Cleigastra* (Scathophagidae): 32 – *Thrypticus smaragdinus*, general view from side; 33 – head of larva of Dolichopodidae; 34–36 – *Hydrellia griseola*: general view from side (34), mouthparts (35), posterior part of body from ventral (36); 37, 38 – Chamaemyiidae: general view of larva *Leucopis* from side (37), *L. argentata*, mouthparts (38); 39–44 – *Cleigastra apicalis*: general view of larva from side (39), mouthparts (40), posterior spiracle (41), anterior spiracle (42), tubercles on posterior part of larva (43), puparium from ventral (44). After: Lübben 1908 (32); Gregarick 1959 (34–36); McAlpine and Tanasijtshuk 1972 (38); Grochowska 2006b (39–42, 44).

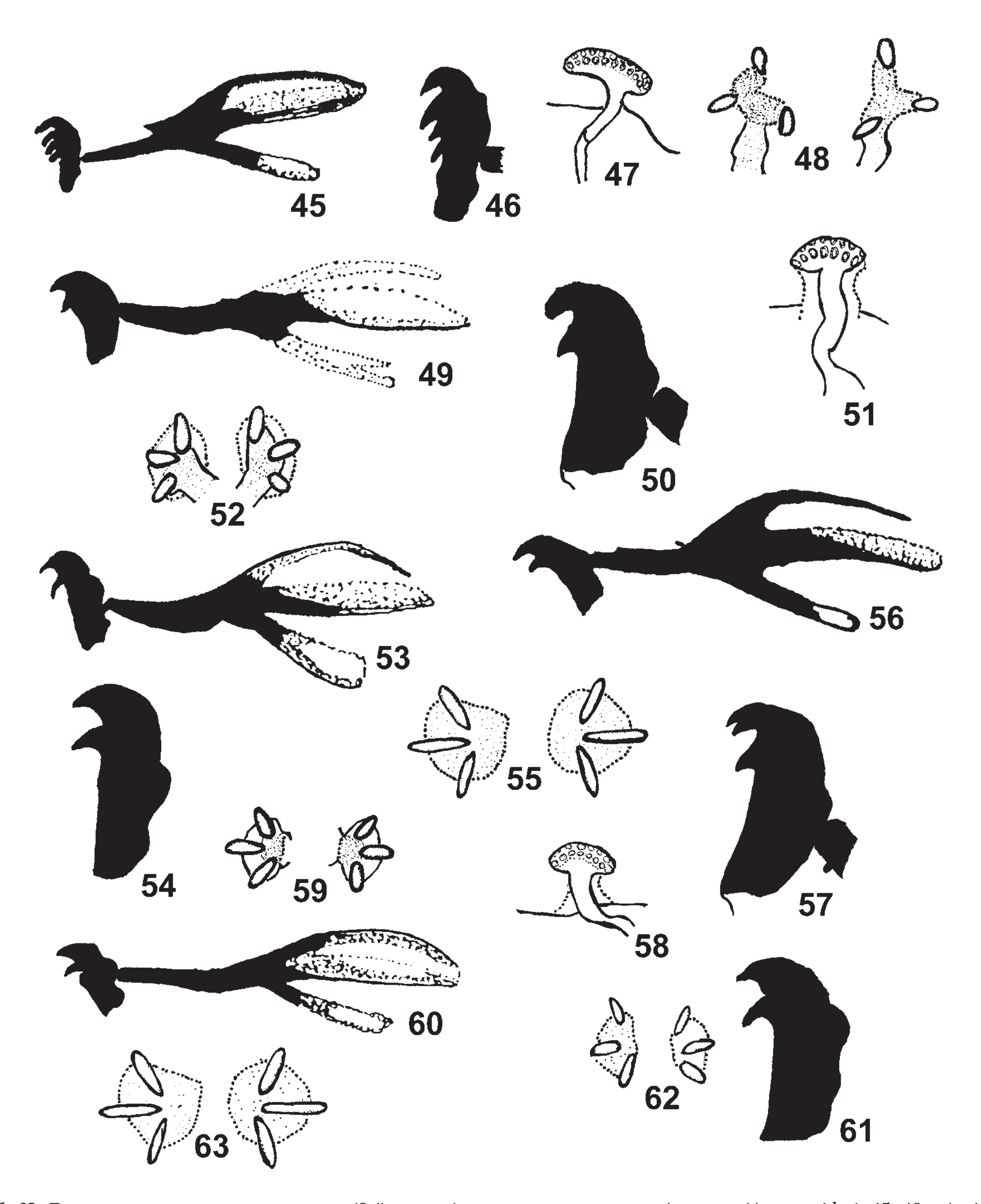


Рис. 45–63. Детали строения взрослых личинок (3-й возраст) минирующих мух рода *Agromyza* (Agromyzidae): 45–48 – *A. nigripes*: ротоглоточный аппарат (45), мандибула (46), переднее дыхальце (47), задние дыхальца (48); 49–52 – *A. phragmitidis*: ротоглоточный аппарат (49), мандибула (50), переднее дыхальце (51), задние дыхальца (52); 53–55 – *A. graminicola*: ротоглоточный аппарат (53), мандибула (54), задние дыхальца (55); 56–59 – *A. hendeli*: ротоглоточный аппарат (56), мандибула (57), переднее дыхальце (58), задние дыхальца (59); 60–62 – *A. spenceri*: ротоглоточный аппарат (60), мандибула (61), задние дыхальца (62); 63 – *A. baetica*, задние дыхальца. По: Griffiths 1963.

Figs 45–63. Details of structure of the last instar larvae (3rd instar) of the genus *Agromyza* (Agromyzidae): 45–48 – *A. nigripes*: mouthparts (45), mandibula (46), anterior spiracle (47), posterior spiracles (52); 53–55 – *A. graminicola*: mouthparts (53), mandibula (54), posterior spiracles (55); 56–59 – *A. hendeli*: mouthparts (56), mandibula (57), anterior spiracle (58), posterior spiracles (59); 60–62 – *A. spenceri*: mouthparts (60), mandibula (61), posterior spiracles (62); 63 – *A. baetica*, posterior spiracles. After: Griffiths 1963.

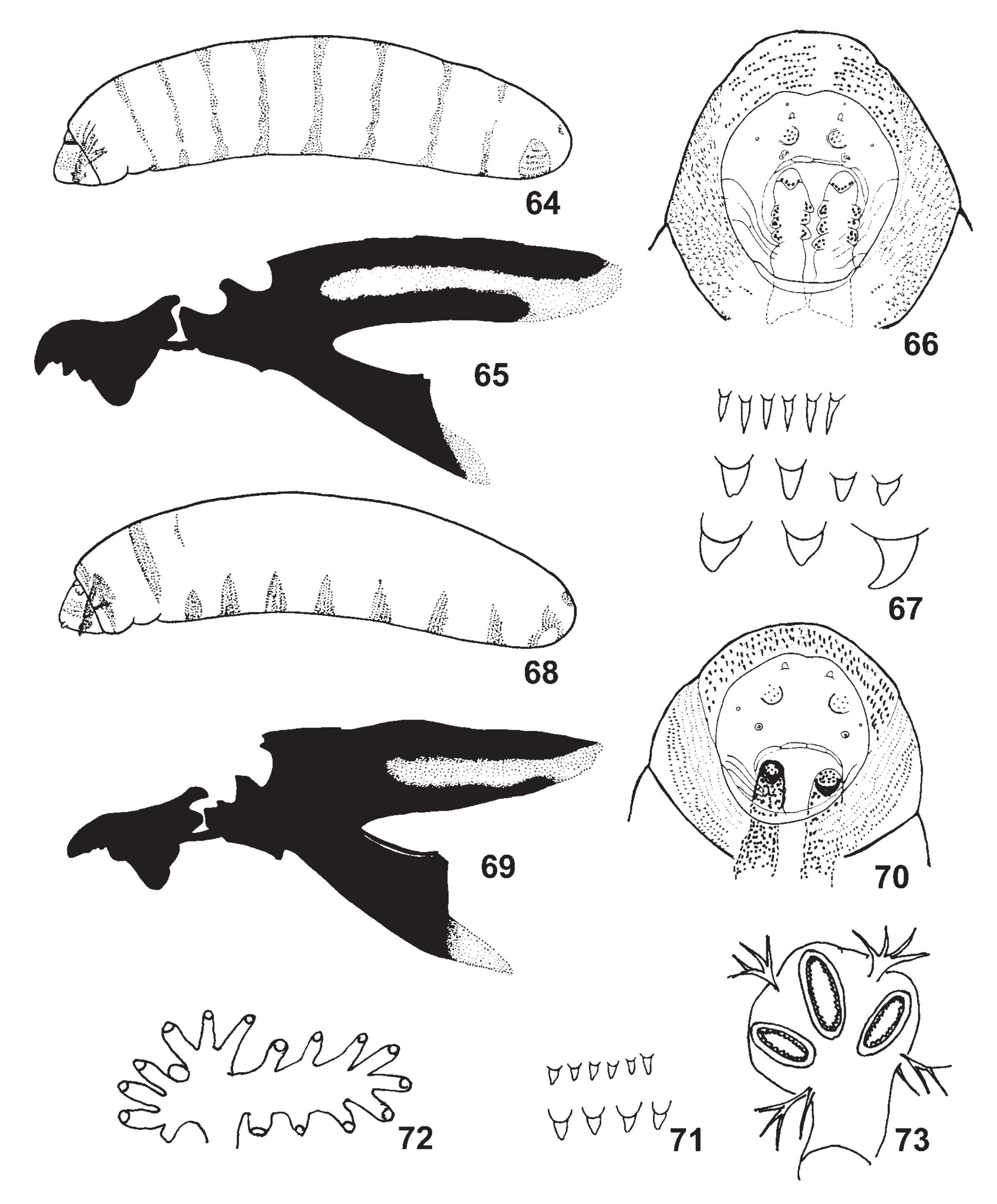


Рис. 64–73. Детали строения взрослых личинок (3-й возраст) рода *Platycephala* (Chloropidae): 64–67 – *P. planifrons*: общий вид личинки сбоку (64), ротоглоточный аппарат (65), головной конец (66), спикулы на брюшных сегментах (67); 68–73 – *P. umbraculata*: общий вид личинки сбоку (68), ротоглоточный аппарат (69), головной конец (70), спикулы на брюшных сегментах (71), переднее дыхальце (72), заднее дыхальце (73).

Figs 64–73. Details of structure of the last instar larvae (3rd instar) of the genus *Platycephala* (Chloropidae): 64–67 – *P. planifrons*: general view from side (64), mouthparts (65), anterior part of body (66), abdominal spicules (67); 68–73 – *P. umbraculata*: general view from side (68), mouthparts (69), anterior part of body (70), abdominal spicules (71), anterior spiracle (72), posterior spiracle (73).

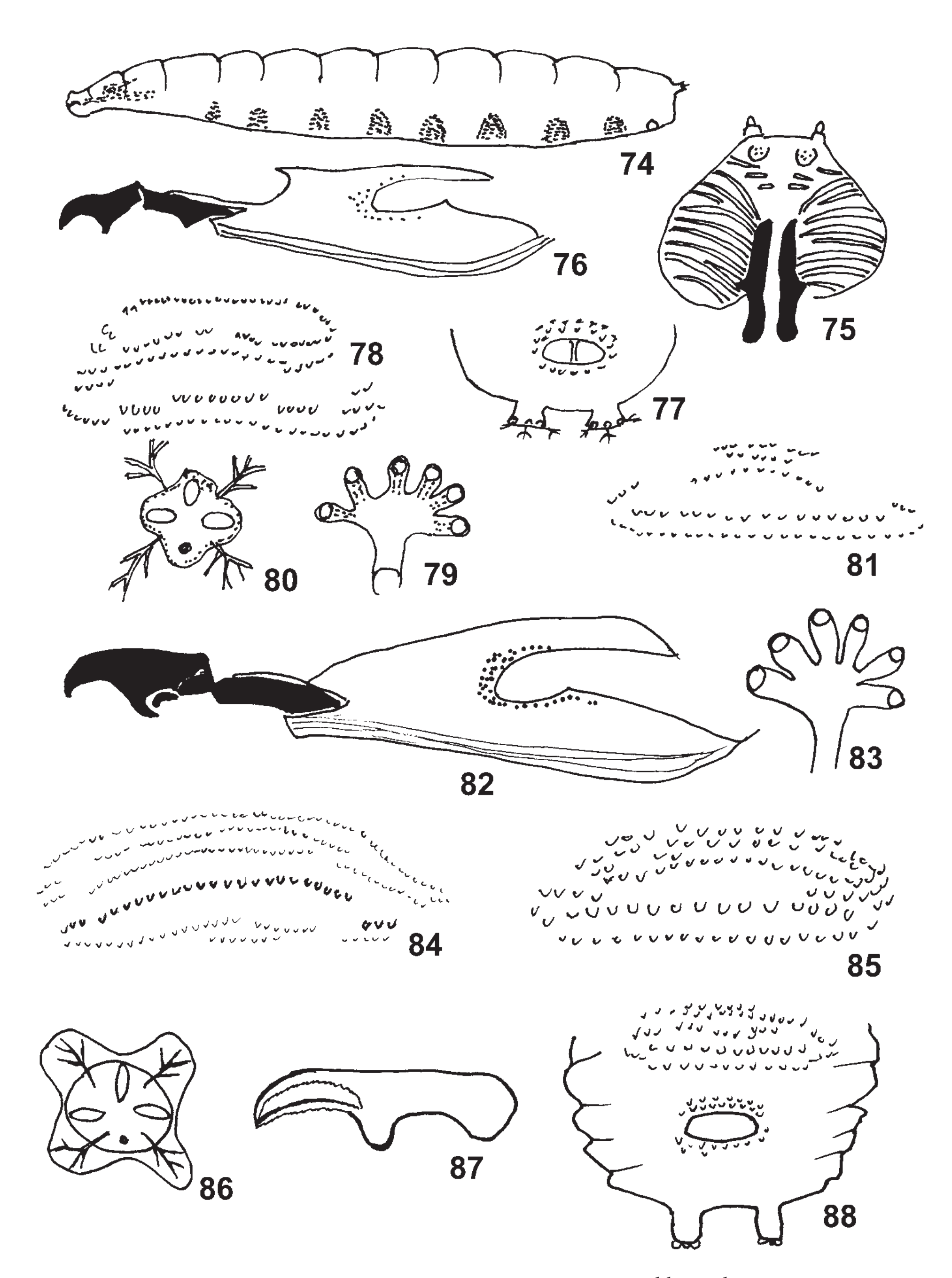


Рис. 74–88. Детали строения взрослых личинок (3-й возраст) рода *Cryptonevra* (Chloropidae): 74–81 – *C. nigritarsis*: общий вид личинки (74), лицевая маска (75), ротоглоточный аппарат (76), задний конец личинки (77), расположение спикул на 7-м брюшном сегменте (78), переднее дыхальце (79), заднее дыхальце (80), расположение спикул на 2-м брюшном сегменте (81); 82–88 – *C. diadema*: ротоглоточный аппарат (82), переднее дыхальце (83), расположение спикул на 2-м брюшном сегменте (84), расположение спикул на 7-м брюшном сегменте (85), заднее дыхальце (86), ротовой крючок (мандибула) (87), задний конец личинки (88). По: Hennig 1943 (75).

Figs 74–88. Details of structure of the last instar larvae (3rd instar) of the genus *Cryptonevra* (Chloropidae): 74–81 – *C. nigritarsis*: general view of larva (74), facial mask (75), mouthparts (76), posterior part of body (77), spicules on the 7th abdominal segment (78), anterior spiracle (79), posterior spiracle (80), spicules on the 2nd abdominal segment (81); 82–88 – *C. diadema*: mouthparts (82), anterior spiracle (83), spicules on the 2nd abdominal segment (84), spicules on the 7th abdominal segment (85), posterior spiracle (86), mandibula (87), posterior part of body (88). After: Hennig 1943 (75).

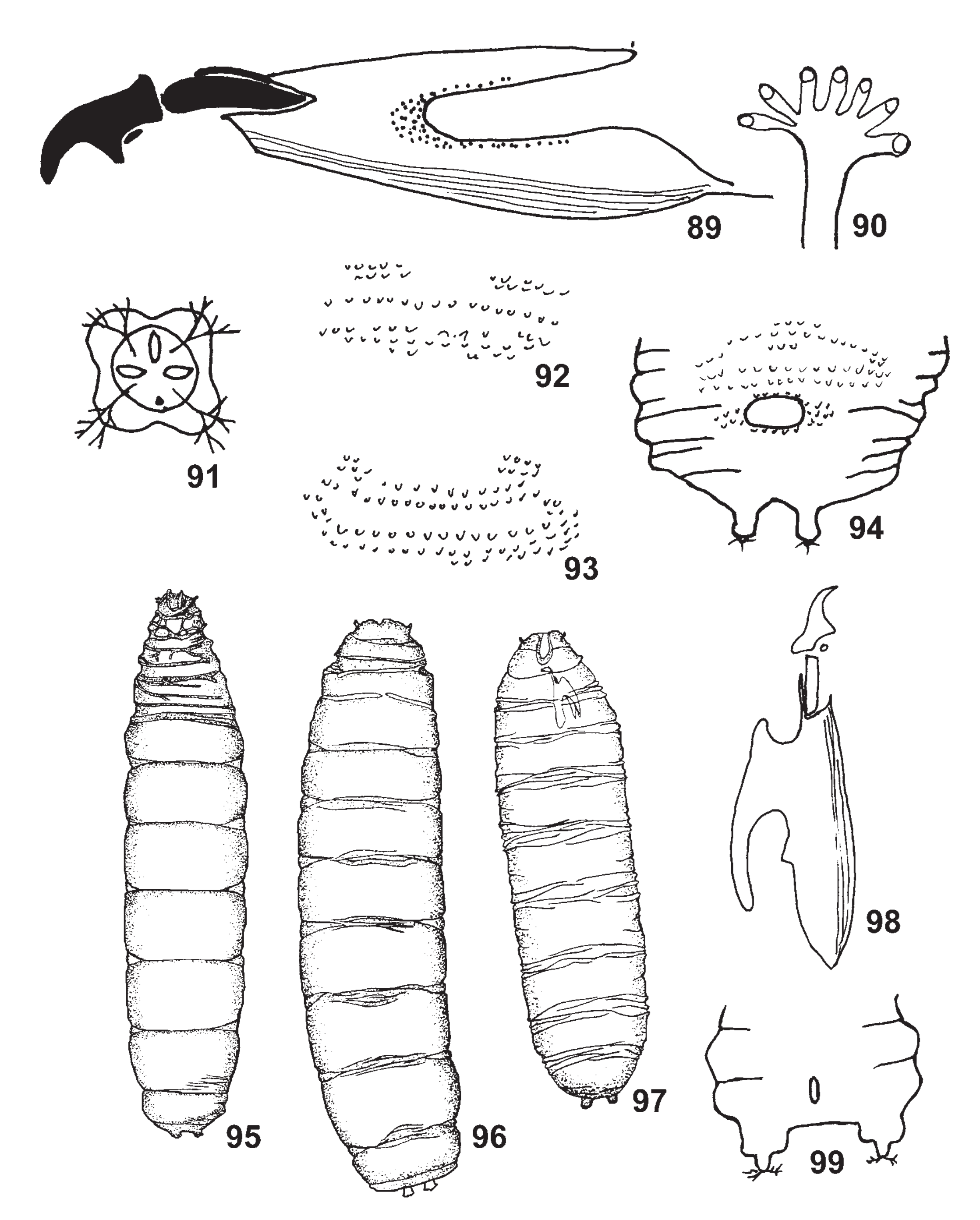


Рис. 89–99. Детали строения взрослых личинок (3-й возраст) и пупариев *Cryptonevra* (Chloropidae) и *Anthomyza* (Anthomyzidae): 89–95 – *C. flavitarsis*: ротоглоточный аппарат (89), переднее дыхальце (90), заднее дыхальце (91), расположение спикул на 2-м брюшном сегменте (92), расположение спикул на 7-м брюшном сегменте (93), задний конец личинки (94), пупарий (95); 96 – *C. nigritarsis*, пупарий; 97 – *C. diadema*, пупарий; 98, 99 – *Anthomyza* sp.: ротоглоточный аппарат (98), задний конец личинки (99). По: Grochowska 2007b, 2008a (95, 96).

Figs 89–99. Details of structure of the last instar larvae (3rd instar) and puparium of *Cryptonevra* (Chloropidae) and *Anthomyza* (Anthomyzidae): 89–95 – *C. flavitarsis*: mouthparts (89), anterior spiracle (90), posterior spiracle (91), spicules on the 2nd abdominal segment (92), spicules on the 7th abdominal segment (93), posterior part of body (94), puparium (95); 96 – *C. nigritarsis*, puparium; 97 – *C. diadema*, puparium; 98, 99 – *Anthomyza* sp.: mouthparts (98), posterior part of body (99). After: Grochowska 2007b, 2008a (95, 96).

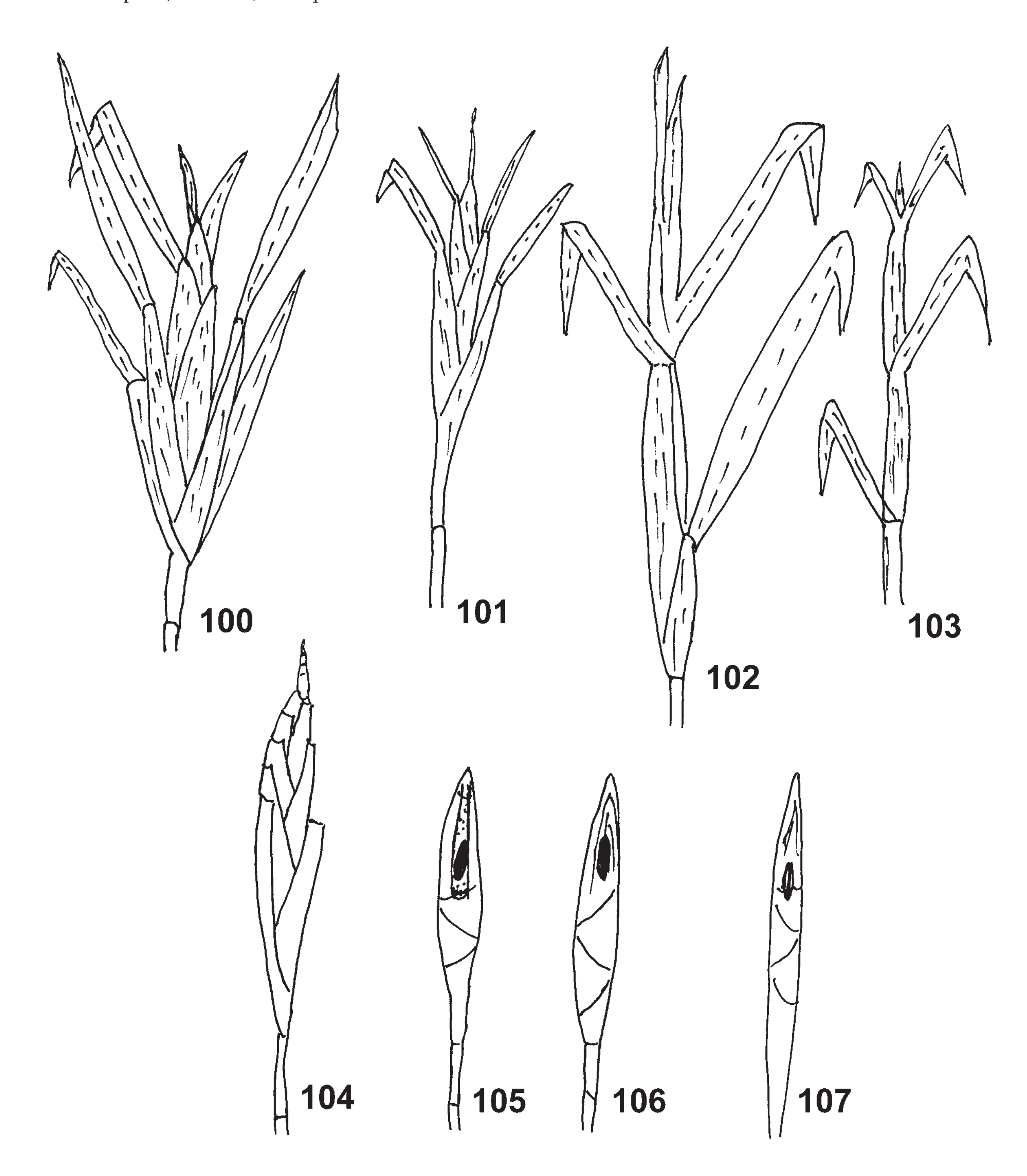


Рис. 100–107. Галлы видов *Lipara* (Chloropidae) на тростнике: 100 – *L. lucens*; 101 – *L. rufitarsis*, 102 – *L. pullitarsis*; 103 – *L. similis*; 104 – *L. lucens* после удаления листьев; 105 – положение пупария *L. lucens* внутри проеденного личинкой хода в стебле; 106 – положение пупария *L. pullitarsis* среди верхушечных листьев в верхней части галла; 107 – положение пупария *L. similis* вблизи конуса нарастания стебля.

Figs 100–107. Galls of *Lipara* species (Chloropidae) on common reed: 100 – *L. lucens*; 101 – *L. rufitarsis*, 102 – *L. pullitarsis*; 103 – *L. similis*; 104 – *L. lucens*, leaves removed; 105 – puparium of *L. lucens* in stem mine; 106 – puparium of *L. pullitarsis* in apical leaves of gall; 107 – puparium of *L. similis* at growing point of stem.

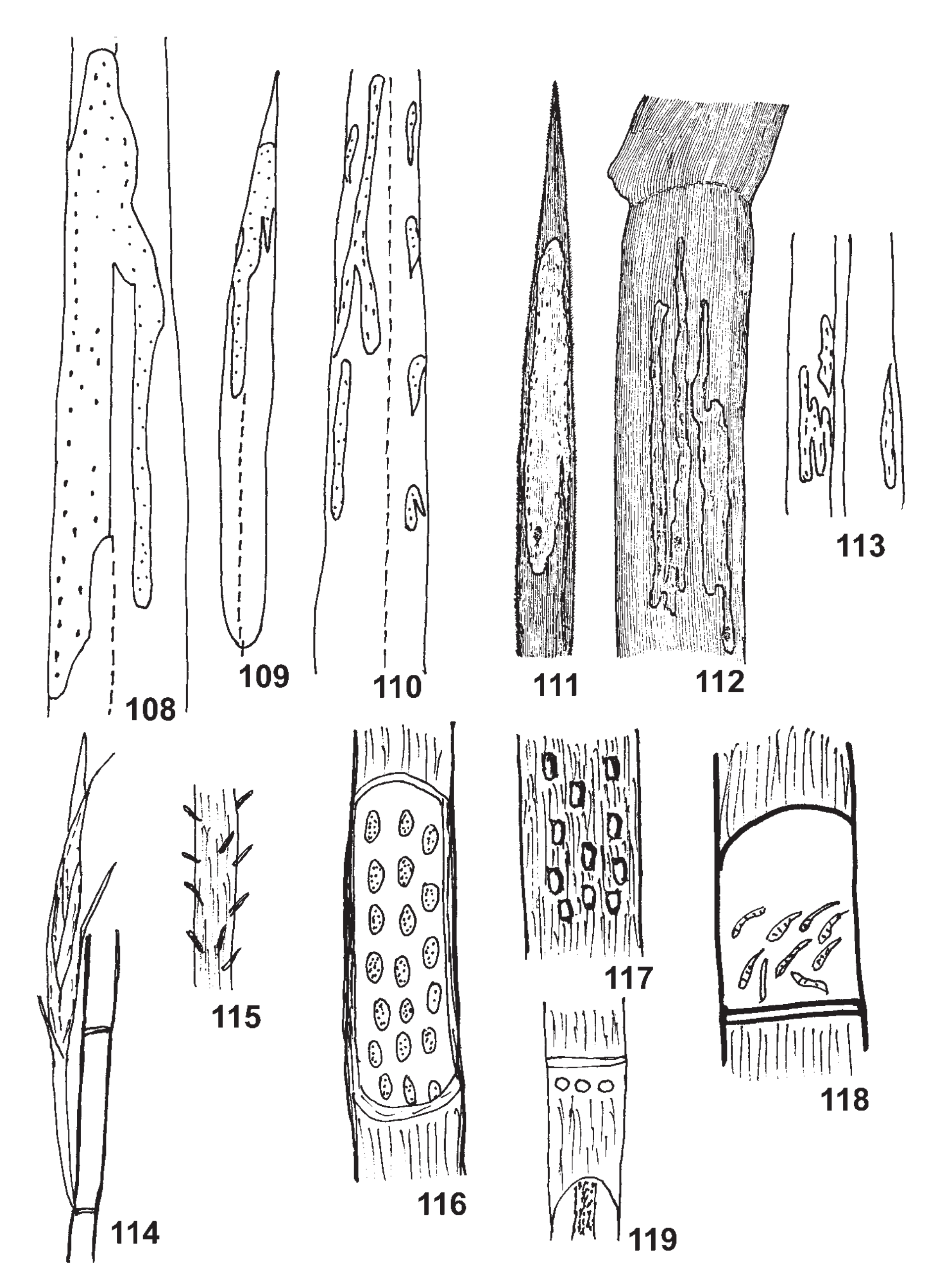


Рис. 108–119. Повреждения на листьях и стеблях тростника, вызываемые личинками Cecidomyiidae, Dolichopodidae, Agromyzidae и Ephydridae: 108 – *Agromyza phragmitidis*, общая мина на листе; 109 – *A. graminicola*, одиночная мина на листе; 110 – *A. baetica*, несколько мин на листе; 111 – *Cerodontha (Poemyza) phragmitidis*, мина на листе; 112 – *C. (C.) phragmitophila*, мина на влагалище листа; 113 – *C. (C.) denticornis*, мина на листе; 114, 115 – *Lasioptera arundinis*: галл на боковом стебле тростника (114), экзувии куколок, остающиеся после вылета имаго (115); 116, 117 – *Giraudiella inclusa*: галлы на внутренней стенке стебля (116), вылетные отверстия на стебле (117); 118 – *Microlasioptera flexuosa*, место развития личинок в стебле; 119 – *Thrypticus smaragdinus*, лётные отверстия на стебле. По: Griffiths 1963 (108–110); Nowakowski 1973 (111, 112); Hendel 1926 (113).

Figs 108–119. Damages of leaves and stalks of common reed caused by larvae of Cecidomyiidae, Dolichopodidae, Agromyzidae and Ephydridae: 108 – *Agromyza phragmitidis*, common mine on leaf; 109 – *A. graminicola*, single mine on leaf; 110 – *A. baetica*, mines on leaf; 111 – *Cerodontha (Poemyza) phragmitidis*, mine on leaf; 112 – *C. (C.) phragmitophila*, mine on leaf sheath; 113 – *C. (C.) denticornis*, mine on leaf; 114, 115 – *Lasioptera arundinis*: gall on lateral shoot (114), exuvia (115); 116, 117 – *Giraudiella inclusa*: galls on inner side of stalk (116), emergence openings on stalk (117); 118 – *Microlasioptera flexuosa*, larvae in stalk; 119 – *Thrypticus smaragdinus*, emergence openings on stalk. After: Griffiths 1963 (108–110); Nowakowski 1973 (111, 112); Hendel 1926 (113).

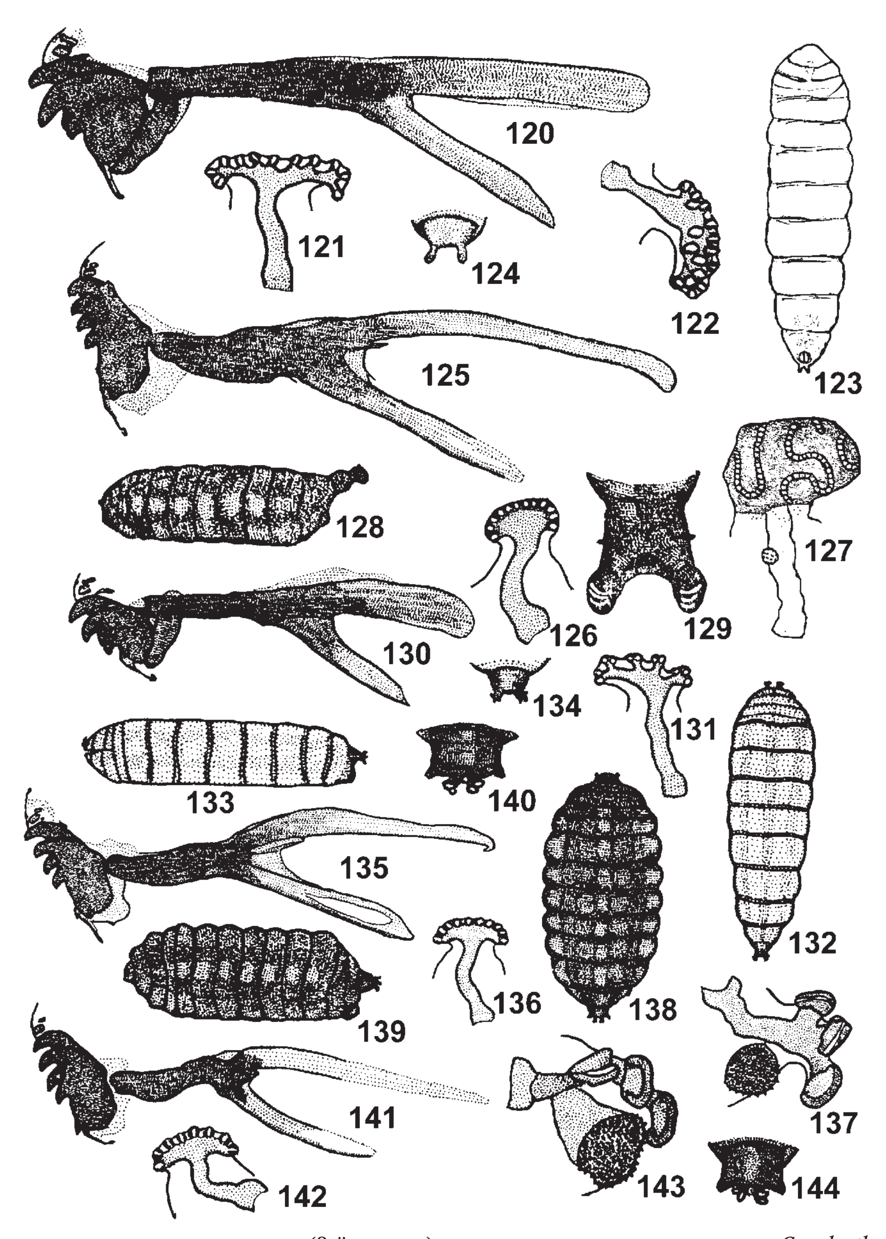


Рис. 120–144. Детали строения взрослых личинок (3-й возраст) и пупариев минирующих мух рода *Cerodontha*: 120–124 – *C. (C.) phragmitophila*: ротоглоточный аппарат (120), переднее дыхальце (121), заднее дыхальце (122), пупарий (123), задний конец пупария (124); 125–129 – *C. (Poemyza) phragmitidis*: ротоглоточный аппарат (125), переднее дыхальце (126), заднее дыхальце (127), пупарий сбоку (128), задний конец пупария (129); 130–134 – *C. (C.) denticornis*: ротоглоточный аппарат (130), переднее дыхальце (131), пупарий сверху (132), пупарий сбоку (133), задний конец пупария (134); 135–140 – *C. (Poemyza) incisa*: ротоглоточный аппарат (135), переднее дыхальце (136), заднее дыхальце (137), пупарий сверху (138), сбоку (139), задний конец пупария (140); 141–144 – *C. (P.) pygmaea*: ротоглоточный аппарат (141), переднее дыхальце (142), заднее дыхальце (143), задний конец пупария (144). По: Nowakowski 1973 (120–122, 124–144); Venturi 1946 (123).

Figs 120–144. Details of structure of the last instar larvae (3rd instar) and puparium of the genus *Cerodontha*: 120–124 – *C. (C.) phragmitophila*: mouthparts (120), anterior spiracle (121), posterior spiracle (122), puparium (123), posterior part of puparium (124); 125–129 – *C. (Poemyza) phragmitidis*: mouthparts (125), anterior spiracle (126), posterior spiracle (127), puparium from side (128), posterior part of puparium (129); 130–134 – *C. (C.) denticornis*: mouthparts (130), anterior spiracle (131), posterior spiracle (132), puparium from side (133), posterior part of puparium (134); 135–140 – *C. (Poemyza) incisa*: mouthparts (135), anterior spiracle (136), posterior spiracle (137), puparium from above (138), from side (139), posterior part of puparium (140); 141–144 – *C. (P.) pygmaea*: mouthparts (141), anterior spiracle (142), posterior spiracle (143), posterior part of puparium (144). After: Nowakowski 1973 (120–122, 124–144); Venturi 1946 (123).

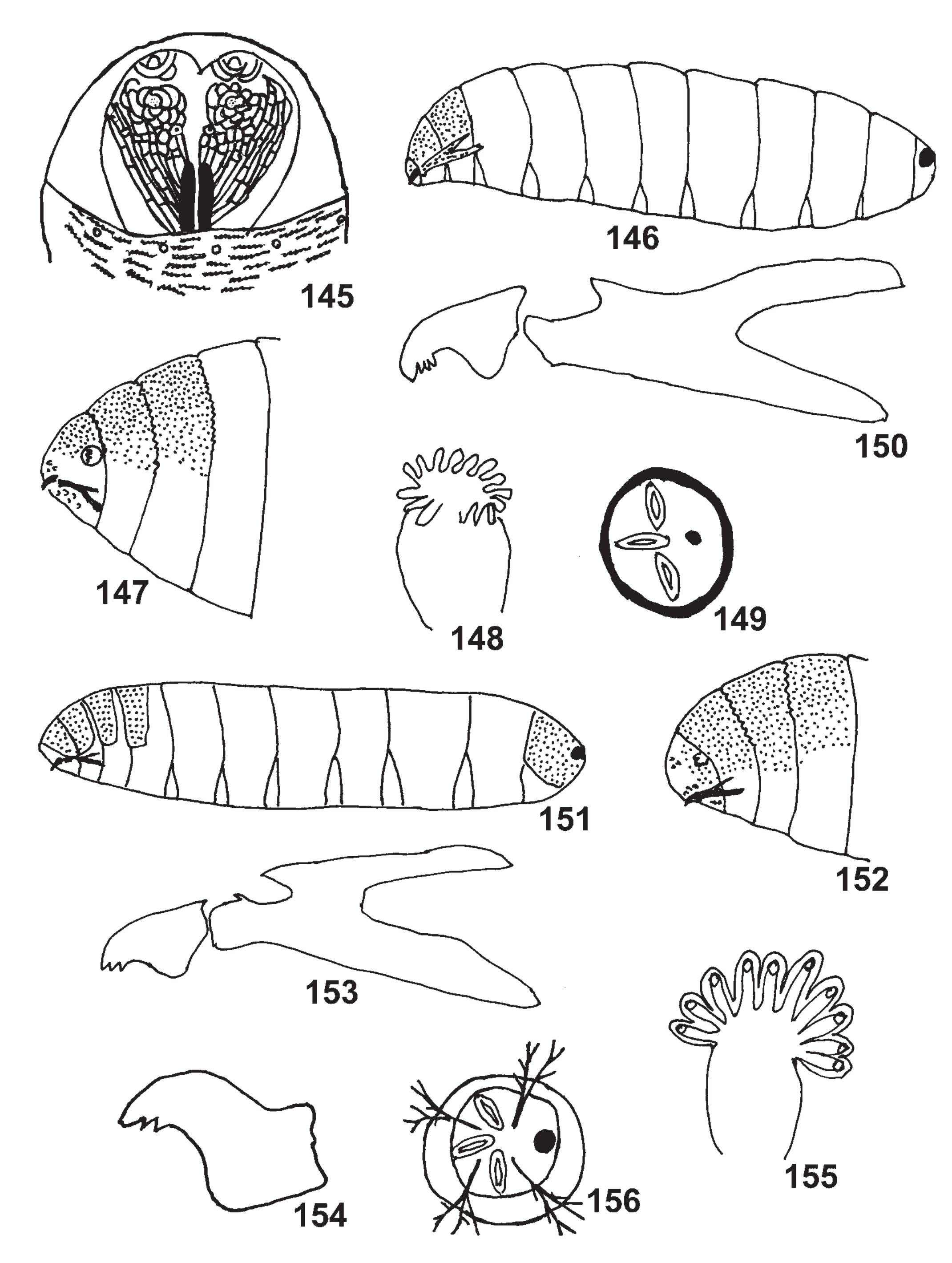


Рис. 145–156. Детали строения взрослых личинок (3-й возраст) *Lipara* (Chloropidae): 145 – лицевая маска *Lipara* sp.; 146–150 – *L. lucens*: личинка (146), передний конец личинки (147), переднее дыхальце (148), заднее дыхальце (149), ротоглоточный аппарат (150); 151–156 – *L. similis*: личинка (151), передний конец личинки (152), ротоглоточный аппарат (153), ротовой крючок (мандибула) (154), переднее дыхальце (155), заднее дыхальце (156). По: Chvála et al. 1974 (147, 152); Grochowska 2006a (151).

Figs 145–156. Details of structure of the last instar larvae (3rd instar) of the genus *Lipara* (Chloropidae): 145 – facial mask *Lipara* sp.; 146–150 – *L. lucens*: larva (146), anterior part of body (147), anterior spiracle (148), posterior spiracle (149), mouthparts (150); 151–156 – *L. similis*: larva (151), anterior part of body (152), mouthparts (153), mandibula (154), anterior spiracle (155), posterior spiracle (156). After: Chvála et al. 1974 (147, 152); Grochowska 2006a (151).

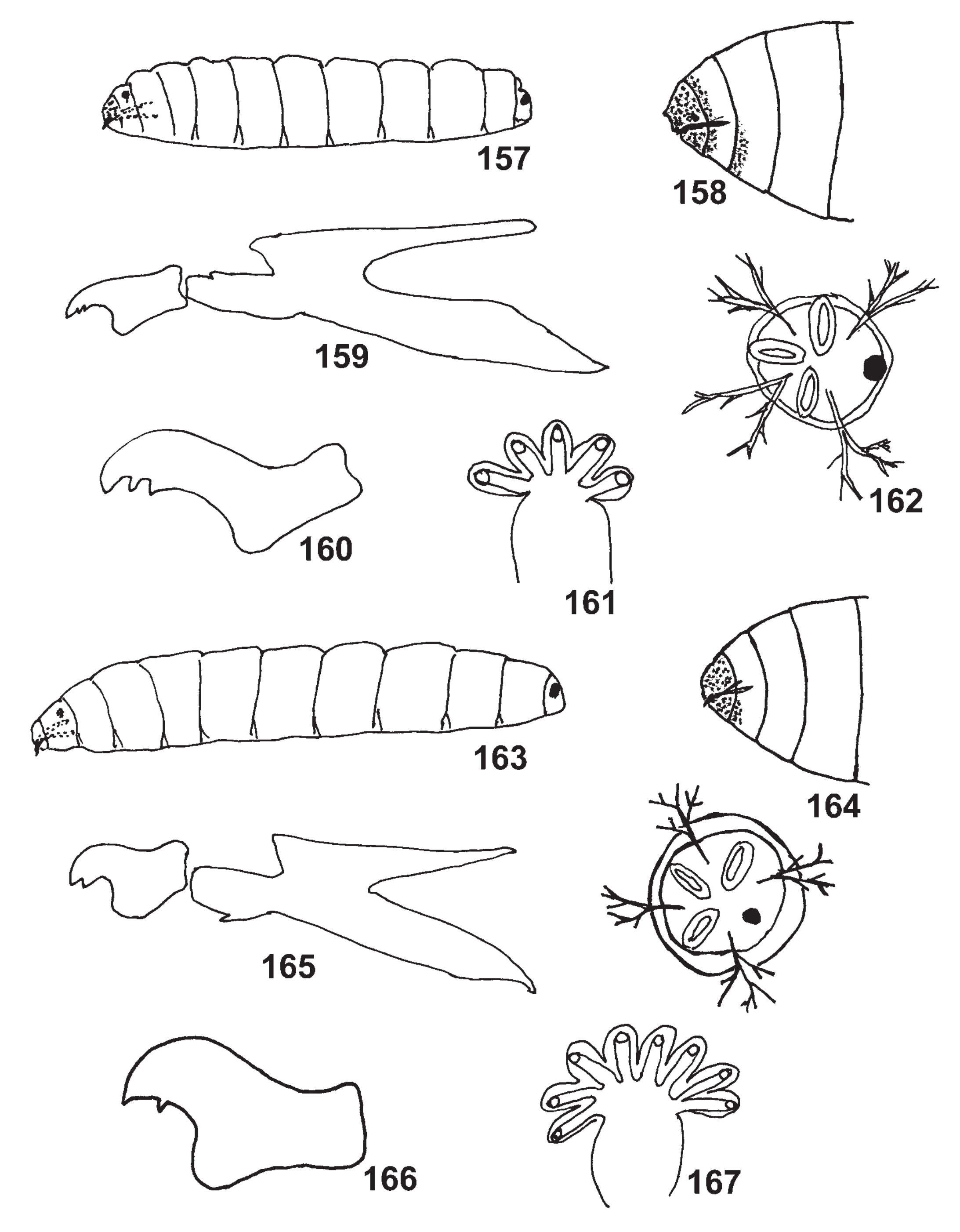


Рис. 157–168. Детали строения взрослых личинок (3-й возраст) *Lipara* (Chloropidae): 157–162 – *L. pullitarsis*: личинка (157), передний конец личинки (158), ротоглоточный аппарат (159), ротовой крючок (мандибула) (160), переднее дыхальце (161), заднее дыхальце (162); 163–168 – *L. rufitarsis*: личинка (163), передний конец личинки (164), ротоглоточный аппарат (165), ротовой крючок (мандибула) (166), переднее дыхальце (167), заднее дыхальце (168). По: Chvála et al. 1974 (158, 164).

Figs 157–168. Details of structure of the last instar larvae (3rd instar) of the genus *Lipara* (Chloropidae): 157–162 – *L. pullitarsis*: larva (157), anterior part of body (158), mouthparts (159), mandibula (160), anterior spiracle (161), posterior spiracle (162); 163–168 – *L. rufitarsis*: larva (163), anterior part of body (164), mouthparts (165), mandibula (166), anterior spiracle (167), posterior spiracle (168). After: Chvála et al. 1974 (158, 164).

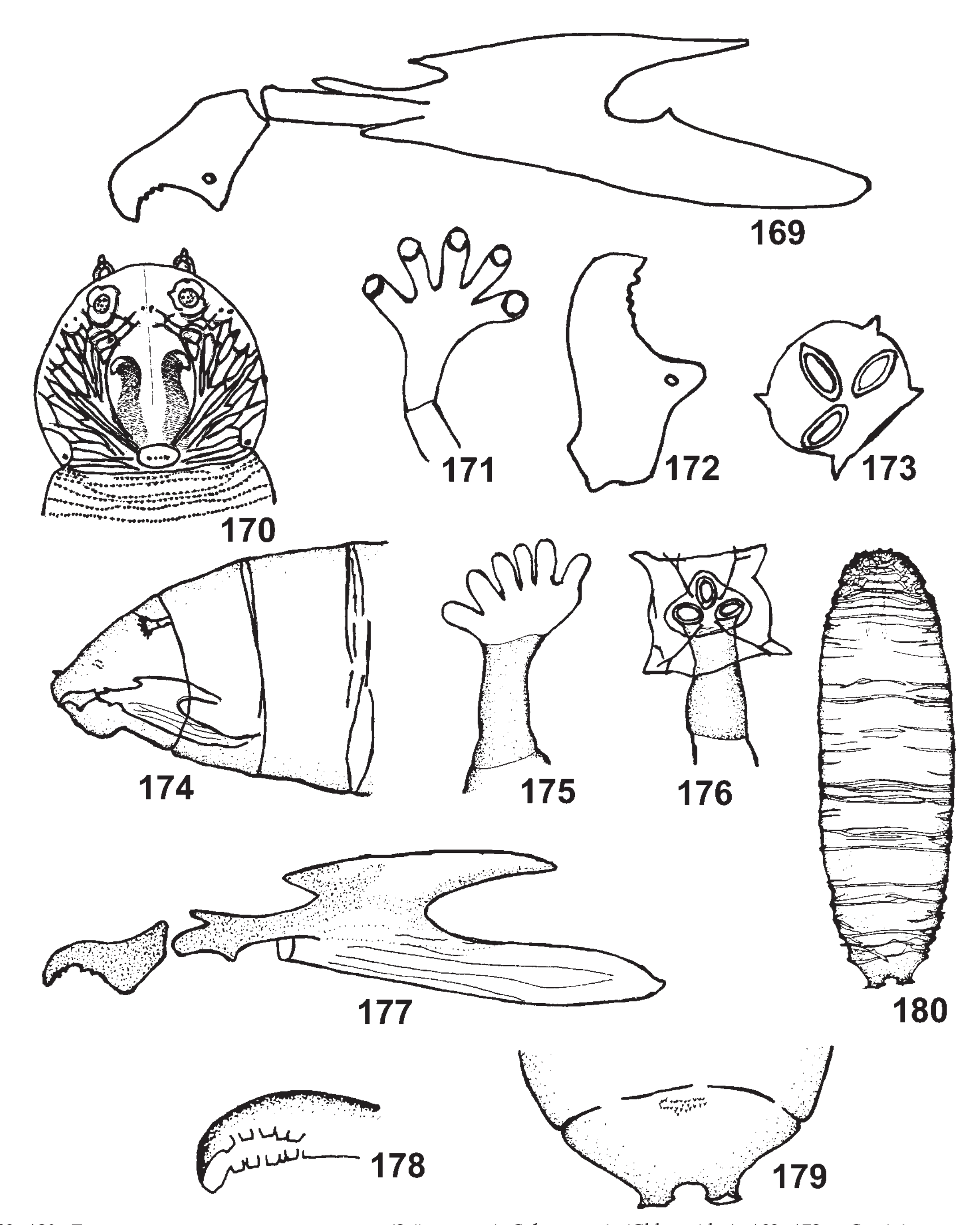


Рис. 169–180. Детали строения взрослых личинок (3-й возраст) *Calamoncosis* (Chloropidae): 169–173 – *C. minima*: ротоглоточный аппарат (169), лицевая маска (170), переднее дыхальце (171), ротовой крючок (мандибула) (172), заднее дыхальце (173); 174–180 – *C. aprica*: передний конец личинки (174), переднее дыхальце (175), заднее дыхальце (176), ротоглоточный аппарат (177), ротовой крючок (мандибула) (178), задний конец личинки (179), пупарий (180). По: d'Aguillar 1943 (170); Grochowska 2002 (174–180).

Figs 169–180. Details of structure of the last instar larvae (3rd instar) of the genus *Calamoncosis* (Chloropidae): 169–173 – *C. minima*: mouthparts (169), facial mask (170), anterior spiracle (171), mandibula (172), posterior spiracle (173); 174–180 – *C. aprica*: anterior part of body (174), anterior spiracle (175), posterior spiracle (176), mouthparts (177), mandibula (178), posterior part of body (179), puparium (180). After: d'Aguillar 1943 (170); Grochowska 2002 (174–180).

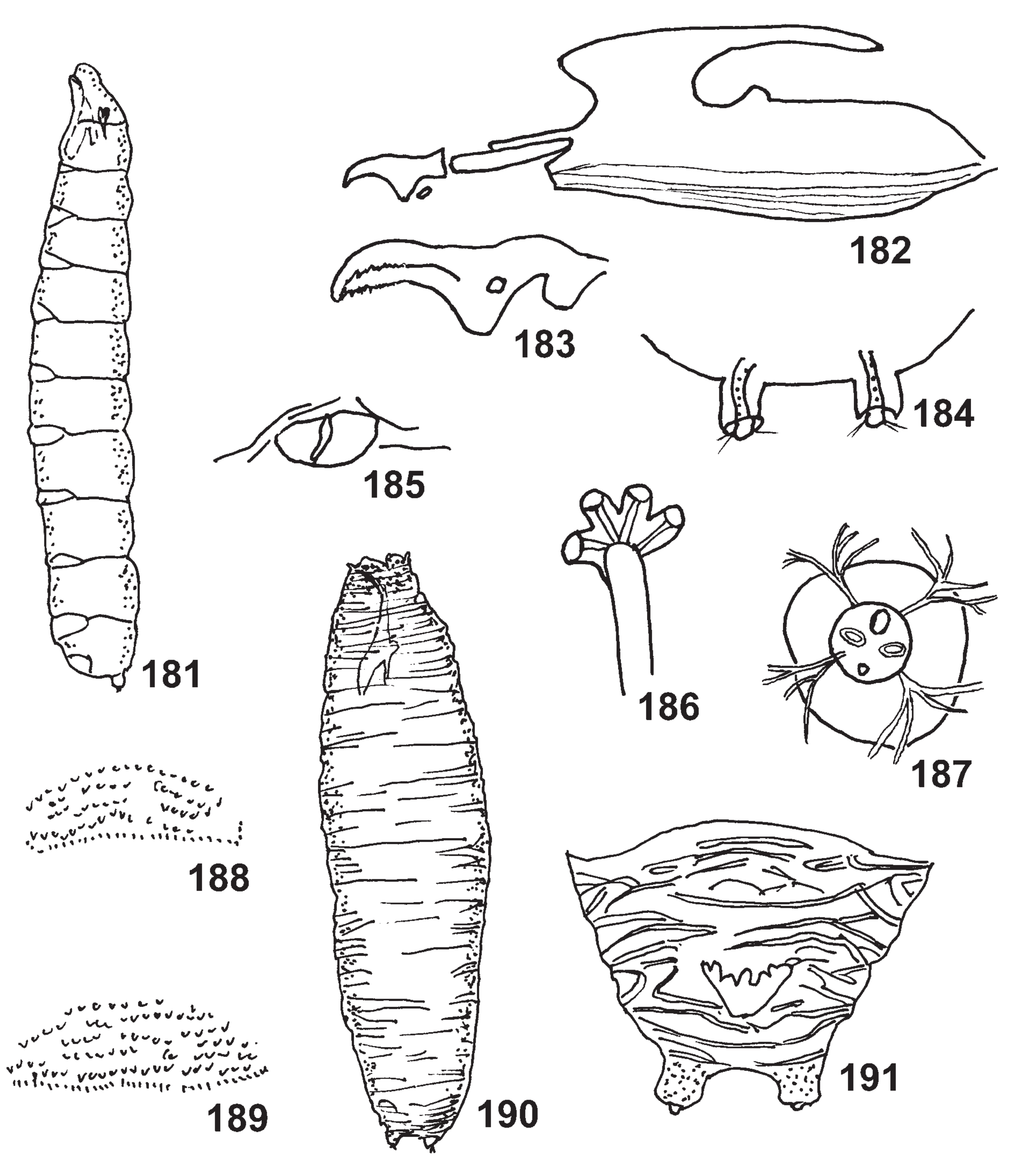


Рис. 181–191. Детали строения личинки (3-го возраста) и пупария *Incertella zuercheri*: общий вид личинки сбоку (181), ротоглоточный аппарат (182), ротовой крючок (мандибула) (183), задний конец личинки (184), анальное отверстие (185), переднее дыхальце (186), заднее дыхальце (187), расположение спикул на 2-м брюшном сегменте (188), расположение спикул на 7-м брюшном сегменте (189), пупарий (190), задний конец пупария (191). По: Grochowska 2008b.

Figs 181–191. Details of structure of the last instar larvae (3rd instar) and puparium *Incertella zuercheri*: general view from side (181), mouthparts (182), mandibula (183), posterior part of body (184), anus (185), anterior spiracle (186), posterior spiracle (187), spicules on the 2nd abdominal segment (188); spicules on the 7th abdominal segment (189), puparium (190), posterior part of puparium (191). After: Grochowska 2008b.

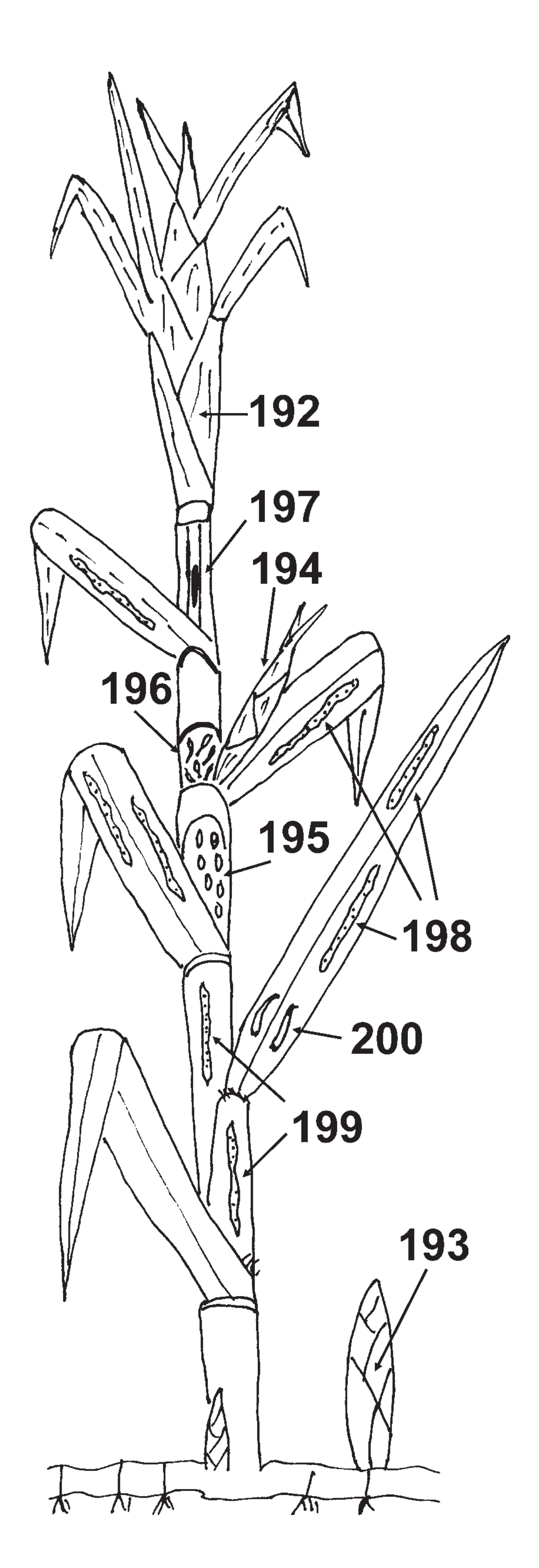


Рис. 192–200. Схема расположения мест развития личинок двукрылых насекомых на тростнике: 192 – вершинный галл или вершинная точка роста стебля: главные обитатели (галлообразователи) все виды рода *Lipara* и *Platycephala planifrons*; как инквилины главных обитателей виды родов *Calamoncosis, Incertella* и *Cryptonevra* (Chloropidae), *Anthomyza gracilis, A. collini* (Anthomyzidae); 193 – внутри почек новых стеблей: *Platycephala umbraculata* (Chloropidae); 194 – галлы на боковых побегах: *Lasioptera arundinis* (Cecidomyiidae); 195 – галлы внутри стебля: *Giraudiella inclusa* (Cecidomyiidae); 196 – группы личинок внутри междоузлий: *Microlasioptera flexuosa* и *Lasioptera hungarica* (Cecidomyiidae); 197 – в ходах внутри стебля: виды рода *Thrypticus* (Dolichopodidae) и *Cleigastra apicalis* (Scathophagidae); 198 – мины на листьях: все виды Agromyzidae, кроме *Cerodontha phragmitophila*, и Ephydridae; 199 – мины на влагалище листа: *Cerodontha phragmitophila* (Agromyzidae); 200 – на поверхности листьев и за влагалищами в колониях тлей: Syrphidae, *Leucopis argentata* (Chamaemyiidae) и *Aphidoletes aphidimyza* (Cecidomyiidae).

Figs 192–200. Scheme of locations of sites of dipteran larvae on common reed: 192 – apical galls: gall-makers – representatives of the genera *Lipara*, *Platycephala planifrons; Calamoncosis* spp., *Incertella, Cryptonevra* (Chloropidae), *Anthomyza gracilis, A. collini* (Anthomyzidae); 193 – inside buds: *Platycephala umbraculata* (Chloropidae); 194 – galls on lateral shoot: *Lasioptera arundinis* (Cecidomyiidae); 195 – galls inside stalk: *Giraudiella inclusa* (Cecidomyiidae); 196 – larvae inside internode: *Microlasioptera flexuosa* и *Lasioptera hungarica* (Cecidomyiidae); 197 – in stem mines: *Thrypticus* spp. (Dolichopodidae) and *Cleigastra apicalis* (Scathophagidae); 198 – mines on leaves: Agromyzidae (with single exception of *Cerodontha phragmitophila*) and Ephydridae; 199 – mines on leaf sheath: *Cerodontha phragmitophila* (Agromyzidae); 200 – on surface of leaves and in leaf sheaths in aphid colonies: Syrphidae, *Leucopis argentata* (Chamaemyiidae) and *Aphidoletes aphidimyza* (Cecidomyiidae).

ленное 2-е поколение, у части – весной следующего года в «пупарии». Куколки имеют на переднем конце тела два сильно склеротизованных черных выроста, служащих для прорывания стенки галла при вылете имаго (Рис. 7). Вылетные отверстия на стебле более или менее прямоугольной формы (Рис. 117). Внешне стенки поврежденного стебля тростника до вылета комариков не изменены, но поселение галлицы влияет на рост тростника, зараженные стебли не образуют метелки, и вершина стебля осенью выглядит копьевидно заостренной (Tscharntke 1989a). Поврежденные стебли ослаблены и легко ломаются под порывами ветра. Повреждение стеблей тростника гусеницами бабочек *Archanara geminipunctata*, (Haworth, 1809) увеличивает заселяемость этих растений *G. inclusa* (Tscharntke 1989b). Наиболее обычный вид галлиц на тростнике, распространен по всей Европе; наиболее северное местонахождение – север Карелии (Przhiboro and Skuhravá 2003); недавно обнаружен в Северной Америке (Blossey et al. 2002).

***Lasioptera arundinis* Schiner, 1854 – тростниковая галлица**
(Рис. 21–26, 114, 115)

Указывался также как *Thomasiella arundinis*.

Повреждаются только боковые побеги тростника. Обычно боковые побеги вырастают на не образующих метелки стеблях, поврежденных другими насекомыми, обычно совками *Archanara geminipunctata* (Haworth, 1809), клещами, или имеющими иные повреждения вершины основного стебля. Многочисленные, от 2 до 90 в одном побеге, крупные желтоватые личинки живут в темнокоричневой или черноватой ватообразной массе в изолированных камерах внутри побегов. Эта масса пронизана мицелием гриба *Sporothrix* Hektonen et Perkins, 1901, которым, вероятно, питаются личинки. Рост поврежденных побегов останавливается, побег веретеновидно утолщается, и его стенки отвердевают. Лопаточка двулопастная и расширена спереди. Только одна генерация в год. Комарики летают позднее других видов тростниковых галлиц – в середине лета, когда развиваются боковые побеги тростника. Яйца откладывают в основании боковых побегов. Зимует взрослая личинка. Окукливание на следующий год внутри побегов. Личинки проделывают отверстия в стенке галла для вылета имаго. Кукoлочные шкурки остаются в летных отверстиях. Распространение: Европа.

***Lasioptera hungarica* Möhn, 1968**
(Рис. 27–31)

= *L. massa* Erdös, 1957; *L. erdosi* Möhn, 1968.

Крупные, 3.5–5.0 мм длиной, оранжевые личинки живут внутри главного стебля, обычно вблизи узла. У зрелых личинок 3-го возраста двузубчатая лопаточка на вентральной стороне груди обычно черная и с хорошо выраженной рукояткой. В одном стебле развивается до 40–50 и более личинок. Внешне стебель не изменен, но ткань растения в месте развития личинок отмирает; внутренние стенки стебля становятся черными; междоузлие заполнено зеленовато-серой влажной ватообразной массой, пронизанной мицелием гриба *Sporothrix*. Могут заселять все междоузлия, но чаще всего заселяют средние. Закончив питание, личинки перемещаются в пространство между стенкой стебля и влагалищем, где окукливаются. В году одно поколение. Распространение: Европа, недавно обнаружен в Северной Америке (Blossey and Weber 2000; Tewksbury et al. 2002).

***Microlasioptera flexuosa* (Winnertz, 1853)**
(Рис. 14–20; 118)

Личинки оранжевой окраски до 3 мм длиной, живут в слабо утолщенной и не укороченной верхней части главного стебля растения, помещаются в междоузлии между двумя узлами, обычно в 6–10-м междоузлиях. Рост заселенного стебля останавливается. Лопаточка у зрелых личинок 3-го возраста обычно короткая, выражена только ее передняя часть, часто с неравными по размеру зубцами. В одном междоузлии стебля развивается несколько личинок, иногда их число может доходить до 50–200 и более. Не отмечено развития мицелия в заселенном личинками междоузлии, но междоузлия становятся более темными по окраске. Личинки окукливаются в стебле. Куколка вначале оранжевая, потом становится темнокоричневой. У куколки полностью отсутствуют рожки, служащие для прорывания стенки стебля. Вылет имаго весной. Одна генерация в год. Поврежденные стебли не образуют метелки. Распространение: Европа, вид редок.

В литературе по тростниковым галлицам упоминается еще один вид – *Asynapta phragmitis* (Giraud, 1864) (=*Ruebsaamenia harundinea* Marikovskij, 1961). Сведения об этом виде противоречивы, по одним данным, личинки живут внутри стебля, в междоузлиях (при этом стебель задерживается в росте и слегка утолщен), по другим – на междоузлиях в углублениях под эпидермисом. По мнению Эрдоша (Erdös 1957), это название – синоним *G. inclusa*. Вайцбауер (Waitzbauer 1971) дает описание личинки *Asynapta* sp. из тростника. Личинка 2.2 мм в длину, желтовато-белая, лопаточка маленькая, желтовато-белая, неясно отграниченная и почти незаметная. У куколки полностью отсутствуют рожки. Распространение: вид указан из Северной и Центральной Европы и юго-восточного Казахстана.

Семейство Dolichopodidae – мухи-зеленушки

Личинки долихоподид – свободноживущие хищники, и только в роде *Thrypticus* Gerstäcker, 1864 личинки – фитофаги, минеры растений, в основном околоводных. Два вида этого рода живут на *P. australis,* а *T. cuneatus* (Becker, 1917) – на камыше *Scirpus* Linnaeus, 1754.

***Thrypticus smaragdinus* Gerstäcker, 1864**
(Рис. 32, 33, 119)

Личинки делают ход внутри стебля тростника, стенки стебля не повреждают, не поднимаются к точке роста стебля и не повреждают ее. Растение не останавливается в росте и внешне выглядит как неповрежденное. Взрослая личинка белая, до 12 мм длиной, тело полупрозрачное, и через стенки просвечивает жировое тело и внутренние органы. Голова частично втянута в грудь, ротовые органы черные, склеротизованные, асимметричные. На вентральной стороне тела имеется 8 утолщенных валиков, покрытых склеротизованными утолщениями двух типов: по переднему краю располагаются короткие утолщения, оканчивающиеся звездчатыми расширениями, по заднему краю – простые, загнутые назад щетинки. На боках тела имеются 8 пар стигм. В одном стебле может развиваться до 6 личинок. Осенью личинки опускаются в ризом, где перезимовывают и весной заселяют новый молодой побег, часто находящийся еще под водой. Личинка делает ход под эпидермисом и окукливается. Куколка прорывает эпидермис специальными рожками, находящимися на голове. Распространение: Европа.

***Thrypticus bellus* Loew, 1869**

Более редок, чем предыдущий вид. Личинки до 8 мм длиной. В одном стебле развиваются до 6 личинок, которые делают параллельные ходы и могут прогрызать межсегментные перегородки. Личинки зимуют в стебле и весной перед окукливанием прогрызают круглые отверстия в стенке стебля для выхода имаго. Распространение: в Палеарктике известен от Европы и Северной Африки до Приморского края России и Китая, также указан для острова Святой Елены и Танзании (Афротропическая область).

Семейство Syrphidae – мухи-журчалки

Личинки большинства представителей подсемейства Syrphinae – открытоживущие хищники; некоторые виды могут встречаться на тростнике, питаясь тлями на листьях. Личинки журчалок могут достигать 1–1.5 см в длину и более, обычно характерно окрашены и легко отличаются по сближенным задним стигмам (Rotheray 1993). Специализация к обитанию на тростнике какихлибо видов не отмечена.

Agromyzidae – минирующие мухи

Личинки – фитофаги, практически все – минеры листьев растений, немногие минируют побеги или ветви. Тростник как кормовое растение используют несколько видов, среди которых есть как полифаги, так и виды, специфические для тростника. Имаго *Phytomyza succisia* Hering, 1922 используют галлы *Lipara* как место зимовки (Theowald 1961). Для многих видов описаны только пупарии, которые представляют собой линочную шкурку личинки 3-го возраста и сохраняют часть признаков личинки.

***Agromyza baetica* Griffiths, 1983**
(Рис. 66, 68)

Образует мины на листьях. Распространение: Южная Европа.

Agromyza graminicola **Hendel, 1931**
(Рис. 53, 55, 109)

Минирует листья; личинка вначале двигается к вершине листа, а потом поворачивается и образует широкую мину, направленную вниз. Окукливание в мине. Блестящий красно-коричневый пупарий с заметной сегментацией прикреплен плоской стороной к листу. Задние дыхальца пупария с 3 бульбами, маленькие, расставлены на ширину 1/3 от ширины пупария и сдвинуты на его верхнюю сторону. Распространение: Европа.

Agromyza hendeli **Griffiths, 1963**
(Рис. 56–59)

Образует мины на листьях. Личинки образуют широкую мину и питаются вначале на верхней, затем на нижней стороне листа. Мандибулы личинки с 2 зубцами. Задние дыхальца с 3 бульбами. Пупарий черный или коричневый. Окукливание вне мины, но пупарий часто остается прикрепленным на листе. Распространение: Европа.

Agromyza nigripes **Meigen, 1830**
(Рис. 45–48)

Личинки минируют листья разных злаков, наиболее обычное кормовое растение *Glyceria maxima* (Hartmann) Holmberg, 1820. Мина длинная, на верхней стороне листа. Окукливание вне мины, но пупарий остается приклеенным к листу в конце мины. Пупарий от красноватой до черной окраски. Задние дыхальца с 3 бульбами и разделены на расстояние, вдвое превышающее их диаметр. Две генерации в год. Голарктический вид.

Agromyza phragmitidis **Hendel, 1922**
(Рис. 49–52, 108)

Минирует листья. Яйца откладываются друг за другом у вершины листа; вышедшие личинки вначале двигаются внутри мины к вершине листа, а потом поворачиваются и образуют длинную, изменчивую по ширине мину. В ее широкой части расположены черные экскременты личинки. Окукливание вне мины, но пупарий обычно прикреплен на листе. Пупарий красно-коричневый с заметной сегментацией, задние стигмы с тремя удлиненными бульбами, выросты разделены на ширину их диаметра. Две генерации в год. Распространение: Европа. Вид часто встречается вместе с *A. hendeli*.

Agromyza spenceri **Griffiths, 1963**
(Рис. 60–62)

Образует мины на листьях. Распространение: Европа.

Cerodontha (C.) denticornis **(Panzer, 1806)**
(Рис. 113, 130–134)

Короткая мина располагается преимущественно на влагалище листа. Окукливание в мине. Вид многоядный, развивается практически на всех злаках. В Палеарктике широко распространен.

Cerodontha (C.) phragmitophila **(Hering, 1935)**
(Рис. 112, 120–124)

Минирует влагалища листьев, на одном влагалище может располагаться несколько мин, ходы частично сливаются. Развивается, кроме тростника, также на *Arundo donax* Linnaeus, 1753. Передние стигмы личинки двулопастные, с 9–11 отверстиями, задние – с 14–16 отверстиями. Окукливание в мине на краю влагалища. Пупарии 2.5–3.5 мм длиной с широко расставленными задними стигмами. Две генерации в год. Распространение: Европа, Казахстан, Пакистан.

Cerodontha (Poemyza) incisa **(Meigen, 1830)**
(Рис. 135–140)

Мина на листьях. Вид многоядный, развивается практически на всех злаках. Передние дыхальца личинки с 10–11 отверстиями. Окукливание в мине. Пупарий гладкий, до 3 мм длиной. Задние дыхальца с 3 бульбами на сильно выступающих выростах. Распространение: Голарктика, в Палеарктике широко распространен.

Cerodontha (Poemyza) phragmitidis **Nowakowski, 1967**
(Рис. 111, 125–129)

Минирует листья. Мина располагается на вершине или в средней части листа, занимает не

всю его ширину. В мине 1, редко 2–3 личинки. Личинка желтая, передние стигмы с 11–12 отверстиями. Задние стигмы крупные, с сильно удлиненными извилистыми щелями. Экскременты в виде штрихов равномерно распределены по мине. Окукливание внутри мины, реже вне ее, и тогда пупарий связан с миной задними стигмами. Пупарий черный с синим до фиолетового отливом, с заметной сегментацией до 4 мм длиной, сильно сужен кзади. Кроме тростника, минирует листья *Calamagrostis epigeios* (Linnaeus,1788) Roth. Две генерации в год. Распространение: Европа.

***Cerodontha (Poemyza) pygmaea* (Meigen, 1830)**
(Рис. 141–144)

Мина на листьях, образована несколькими личинками, питающимися вместе. Окукливание в мине. Вид многоядный, развивается практически на всех злаках. Распространение: Голарктика, в Палеарктике широко распространен.

Семейство Anthomyzidae – антомизиды

На тростнике встречаются личинки 2 видов – *Anthomyza gracilis* Fallén, 1823 и *A. collini* Andersson, 1976 (Рис. 98, 99). Обычно их выводят из галлов видов *Lipara* (Chloropidae), где они живут как инквилины, среди верхних неразвернутых листьев. Точно не установлено, питаются ли они как фитофаги или как сапрофаги. Антомизиды обитают также и на других злаках и осоках. Имаго различаются по строению гениталий самцов, личинки этих видов детально не описаны. Общее представление о строении личинок Anthomyzidae можно получить из сводки Рохачека (Rohacek 2006). Распространение: Европа, *A. gracilis* известен также с Кавказа (Армения).

Семейство Chamaemyiidae – мухи-серебрянки

Личинки серебрянок – хищники тлей, хермесов и червецов, как открытоживущих, так и развивающихся в галлах.

***Leucopis argentata* (Heeger, 1848)**
(Рис. 37, 38)

Вид связан исключительно с тростником, личинка живет открыто на листьях и поедает тлей. Яйца откладываются в колонии тлей; личинки очень подвижные, развиваются в течение 5–7 дней и окукливаются на листьях; пупарий прикреплен к листу тростника посредством мекония. Вышедшие мухи питаются сладкими выделениями тех же тлей. Несколько генераций в год. Личинка белая, до 5 мм длиной, с узким телом, слегка уплощенным дорсовентрально и с хорошо выраженной сегментацией. Три передних сегмента опоясаны рядами мелких спикул; на остальных сегментах спикулы располагаются на вентральной стороне тела, на ползательных валиках. Передние дыхальца веерообразные с 5–6 папиллами. Задние дыхальца на широко расставленных и направленных в стороны стигмофорах, которые усажены заостренными выростами. Ротовой крючок маленький, узкий, с острым вершинным зубцом и без дополнительных зубцов. Гипостомальный и фарингеальный склериты слиты. Распространение: Голарктика, в Палеарктике широко распространен.

Семейство Chloropidae – злаковые мухи

Образ жизни и питания личинок в семействе очень разнообразный; имеются сапрофаги, фитосапрофаги, хищники и фитофаги; среди последних представлены каулифаги (бурильщики стеблей), семееды и галлообразователи. Это семейство представлено на тростнике наиболее богато, 26 видов из 6 родов используют тростник как кормовое растение, почти все они – монофаги этого растения. В 3 родах (*Lipara*, *Cryptonevra* и *Homalura* Meigen, 1826) все известные виды, а в 6 родах (*Calamoncosis* Enderlein, 1911, *Incertella* Sabrosky, 1980, *Lasiosina* Becker, 1910, *Eurina* Meigen, 1830 и *Platycephala* Fallén, 1820) часть видов живут на этом растении. Личинки Chloropidae описаны не более чем для 5 % палеарктических видов. Только две группы видов выделяются на этом фоне. Первая группа – вредители зерновых возделываемых культур, такие как шведские мухи (*Oscinella frit* Linnaeus, 1758, s. l.), зеленоглазка (*Chlorops pumilionis* Bjerkander, 1778) и рисовая зеленоглазка (*Chlorops oryzae* Matsumura, 1915). Вторая группа – виды, развивающиеся на тростнике, относящиеся к родам *Lipara*, *Cryptonevra*, *Calamoncosis*, *Platycephala*. Из видов Chloropidae, которые были выведены из тростника, не описаны личинки *Homalura tarsata* (Meigen, 1830) и личинки *Eurina*. Два вида из рода *Eribolus* Becker,

1910 – *E. hungaricus* Becker, 1910 и *E. slesvicensis* Becker, 1910 – обычно выкашиваются из зарослей тростника в России и Англии (Ismay 1980), но они не были выведены из этого растения. Возможно, они развиваются в прикорневой части растения и, наиболее вероятно, что личинки этих видов – фитосапрофаги. Личинки *Eribolus* также не описаны. В загнивающих тканях растения могут развиваться личинки видов рода *Elachiptera* Macquart, 1835; они не включены в таблицу, так как не являются фитофагами и не специфичны для тростника. Личинок галлообразователей *Lipara* описывали ряд авторов (Heeger 1856; Vimmer 1925; Ruppolt 1957; Waitzbauer 1969; Chvála et al. 1974), личинок инквилинов в галлах *Calamoncosis minima* (Strobl, 1893) – Агуиляр (d'Aguillar 1953), *Cryptoneura nigritarsis* Duda, 1933 – Хенниг (Hennig 1943). Большой вклад в изучение личинок злаковых мух, обитающих на тростнике, внесен Гроховской описавшей в серии работ все стадии развития ряда видов галлообразователей и инквилинов (Grochowska 1994, 2002, 2006a, 2006b, 2006c, 2007a, 2007b, 2008a, 2008b, 2008c).

Calamoncosis aprica **(Meigen, 1830)**
(Рис. 174–180)

Личинки с желтовато-белым узким телом, длиной до 3.5–5.0 мм, с плохо выраженной сегментацией. Лицевая маска с сетчатыми каналами. Мандибулы с мелкими дополнительными зубчиками. Передние дыхальца с 5–7 папиллами. Задние дыхальца на коричневатых стигмофорах. На 1-м грудном сегменте спикулы расположены вентрально и латерально, на 2-м и 3-м грудных сегментах спикулы отсутствуют. По короткому ряду спикул имеется на вентральной стороне брюшных сегментов. Анальная щель поперечная, слабо заметная. Личинки живут как инквилины в верхней части стеблей, поврежденных *Platycephala planifrons* (Fabricius, 1798). Окукливаются в месте питания. Пупарий до 3.5 мм длиной, светло-коричневый. Одна генерация в год. Распространение: Европа.

Calamoncosis minima **(Strobl, 1893)**
(Рис. 169–173)

Личинки с полупрозрачным беловатым узким телом, длиной до 3.5–6.5 мм, с хорошо заметной сегментацией. Лицевая маска с сетчатыми каналами. Мандибулы с мелкими дополнительными зубчиками. Передние дыхальца с 4–6 папиллами. Задние дыхальца на крошечных стигмофорах. Спикулы имеются только на грудных сегментах: они опоясывают первый грудной сегмент в несколько рядов и в виде одного короткого ряда присутствуют на вентральной стороне 2-го и 3-го грудных сегментов. Все брюшные сегменты лишены спикул. Анальная щель поперечная, перед ней имеется ряд спикул. Личинки живут как инквилины в верхней части галлов *Lipara* spp. Встречаются единично. Окукливаются в месте питания. Пупарий до 5 мм длиной, светло-коричневый. Одна генерация в год. Распространение: транспалеаркт, известен от Европы и Северной Африки до Камчатки.

Cryptonevra diadema **(Meigen, 1830)**
(Рис. 82–88, 97)

Указывался также как *Haplegis diadema*.

Личинки с молочно-белым узким телом, длиной до 4.5–5.5 мм. Лицевая маска с более или менее параллельно расположенными каналами. Мандибулы склеротизованные, черные, с мелкими дополнительными зубчиками. Передние дыхальца с 6–8 папиллами. Задние дыхальца на стигмофорах. Дыхальцевая пластинка задних дыхалец с 3 овальными отверстиями и 4 разветвленными волосками. Спикулы в несколько рядов опоясывают первый грудной сегмент, один короткий ряд спикул имеется на вентральной стороне 2-го и 3-го грудных сегментов. Крупные спикулы располагаются в несколько рядов на всех брюшных сегментах. Анальная щель овальная, окружена спикулами. Личинки живут как инквилины в верхней части галлов *Lipara* spp. В одном галле развиваются несколько личинок, иногда до 7–10. Окукливаются в месте питания. Пупарий до 5.0 мм длиной, светло-коричневый. Одна генерация в год. Распространение: известен от Европы, Северной Африки и Канарских о-вов до Передней и Средней Азии.

Cryptonevra flavitarsis **(Meigen, 1830)**
(Рис. 89–95)

Указывался также как *Haplegis flavitarsis*.

Личинки с молочно-белым узким телом, длиной до 4–5 мм. Лицевая маска с более или менее параллельно расположенными каналами. Мандибулы склеротизованные, черные, с мелкими дополнительными зубчиками. Передние дыхальца с 4–9 папиллами. Задние дыхальца на стигмофорах. Дыхальцевая пластинка задних дыхалец с 3 овальными отверстиями и 4 разветвленными волосками. Спикулы расположены в несколько рядов на латеральных сторонах 1-го грудного сегмента и на его вентральной стороне. На вентральной стороне 2-го и 3-го грудных сегментов имеется по 5 рядов спикул, причем два передних ряда с промежутком в средней части. На всех брюшных сегментах крупные спикулы, которые располагаются в несколько рядов. Анальная щель овальная, окружена спикулами. Личинки живут как инквилины в верхней части галлов *Lipara* spp. В одном галле развиваются несколько личинок, иногда до 7–10. Окукливаются в месте питания. Пупарий до 4.5 мм длиной, светло-коричневый. Одна генерация в год. Распространение: транспалеаркт, известен от Европы и Северной Африки до Монголии и Китая.

***Cryptonevra nigritarsis* (Duda, 1933)**
(Рис. 74–81, 96)

Указывался также как *Haplegis nigritarsis*.

Личинки с молочно-белым узким телом, длиной до 3.5–4.5 мм. Лицевая маска с более или менее параллельно расположенными каналами. Мандибулы склеротизованные, черные, с мелкими дополнительными зубчиками. Передние дыхальца с 4–7 папиллами. Задние дыхальца на стигмофорах. Дыхальцевая пластинка задних дыхалец с 3 овальными отверстиями и 4 пучками разветвленных волосков. Спикулы в несколько рядов расположены на вентральной и латеральных сторонах 1-го грудного сегмента. На всех брюшных сегментах спикулы располагаются в несколько рядов. На вентральной стороне 2-го и 3-го брюшных сегментов имеется по 5 рядов спикул, причем два передних ряда короткие. Анальная щель овальная и окружена спикулами. Личинки живут как инквилины в верхней части галлов *Lipara* spp. среди неполностью развернувшихся листьев. В одном галле могут развиваться несколько личинок. Окукливаются в месте питания. Пупарий до 4.0 мм длиной, светло-коричневый. Одна генерация в год. Распространение: Европа и Казахстан.

***Incertella zuercheri* (Duda, 1933)**
(Рис. 181–190)

Указывался также как *Tropidoscinis zuercheri* и *Conioscinella zuercheri*.

Личинки белые с узким телом, длиной до 3.2–5.0 мм. Лицевая маска с более или менее параллельно расположенными каналами. Мандибулы узкие, склеротизованные, черные, с очень мелкими дополнительными зубчиками на вентральной стороне. Передние дыхальца обычно с 4 папиллами. Задние дыхальца на стигмофорах. Дыхальцевая пластинка задних дыхалец с 3 овальными отверстиями и 4 пучками разветвленных волосков. Спикулы в несколько рядов окружают 1-й грудной сегмент, занимая 1/3 его длины. На 2-м и 3-м грудных сегментах нет спикул. На всех брюшных сегментах спикулы располагаются в несколько рядов. Анальная щель овальная и не окружена спикулами. Личинки живут как инквилины в верхней части галлов *Lipara* spp. среди неполностью развернувшихся листьев. В одном галле могут развиваться несколько личинок. Окукливаются в месте питания. Пупарий до 3 мм длиной, светло-коричневый. Одна генерация в год. Распространение: Европа и Казахстан, Монголия.

***Lipara lucens* Meigen, 1830**
(Рис. 100, 104, 105, 146–150)

Наиболее часто встречающийся вид на тростнике, образует крупные, хорошо заметные галлы на вершине стебля. Соломина сильно одревесневает, и 10–11 верхних междоузлий сильно укорачиваются. Личинка белая, вальковатая, малоподвижная, до 12 мм длиной и до 3 мм в диаметре. Первые три сегмента (головной, 1-й и 2-й грудные) дорсально затемнены и волнообразно изрезаны по заднему краю. На всех грудных сегментах вдоль заднего края располагается ряд склеротизованных папилл. Лицевая маска с сетчатыми каналами. Передние дыхальца с 11–14 папиллами. Одна генерация в год. Период лёта мух короткий, в мае – начале июня. Распространение: Палеарктика, завезен в Северную Америку, был

найден в 1931 г. (Sabrosky 1958), но последующие находки неизвестны (Blossey et al. 2002). Биология европейских видов *Lipara* изучена Гроховской (Grochowska, 2011).

Lipara pullitarsis **Doskočil et Chvála, 1971**
(Рис. 102, 106, 157–162)

Часто встречается совместно с *L. lucens*, также образует крупные, хорошо заметные галлы на вершине стебля, но только 5–6 междоузлий сокращены в длину, и личинка помещается среди листьев на вершине галла. Личинка белая, до 9 мм длиной и до 2 мм в диаметре. Только головной сегмент затемнен и вентрально с исчерченностью. Такая же исчерченность проходит по переднему краю 1-го грудного сегмента и вентрально на 2-м грудном сегменте. Лицевая маска с сетчатыми каналами. Передние дыхальца с 4–6 папиллами. Одна генерация в год. Распространение: Европа, Кавказ.

Завезен в Северную Америку (Blossey et al. 2002).

Lipara rufitarsis **Loew, 1858**
(Рис. 101, 163–168)

Личинка желтоватая, до 8 мм длиной и до 2 мм в диаметре. Только головной сегмент затемнен, этот сегмент и 1-й грудной вентрально с исчерченностью. Папиллы не склеротизованы и слабо заметны. Лицевая маска с сетчатыми каналами. Передние дыхальца с 6–9 папиллами. Галлы мельче, чем у *L. lucens* и *L. pullitarsis,* и только 5–6 междоузлий сокращены в длину. Личинка помещается внутри укороченных междоузлий, которые не одревесневают. Одна генерация в год. Распространение: вся Палеарктика, от Европы до Японии; недавно найден в Северной Америке (Blossey and Weber 2000), возможно, завезен.

Lipara similis **Schiner, 1854**
(Рис. 103, 107, 151–156)

Образует слабо выраженные галлы, вершина побега едва расширена, междоузлия не одревесневают. Личинка белая, до 10 мм длиной и до 2 мм в диаметре. Головной, все 3 грудных сегмента и последний сегмент тела дорсально затемнены. Грудные сегменты 1-й и 2-й вдоль заднего края с рядом склеротизованных папилл. Лицевая маска с сетчатыми каналами. Передние дыхальца с 9–11 папиллами. Одна генерация в год. Распространение: Европа, Средняя и Передняя Азия. Завезен в Северную Америку (Blossey et al. 2002).

Platycephala planifrons **(Fabricius, 1798)**
(Рис. 64–67)

Личинка белая, до 7 мм длиной и 1.5 мм в диаметре. Лицевая маска с небольшим числом ячеек. Ротоглоточный аппарат сильно склеротизован, ротовой крючок с дополнительными зубцами в 2 ряда, в каждом по 3 зубца. Гипостомальный и цефалофарингеальный склериты слиты. Передние дыхальца с 18–20 папиллами. На дорсальной стороне 1-го грудного сегмента небольшая желтоватая склеротизованная пластинка. Спикулы многочисленные, на дорсальной и вентральной стороне каждого сегмента, кроме дорсальной стороны 8-го сегмента. Анальное отверстие продольное, окружено спикулами. Задние дыхальца на поверхности последнего сегмента с 3 отверстиями и 4 короткими разветвленными волосками. Пупарий светло-коричневый, со слабо выраженной сегментацией. Одна или, возможно, 2 генерации в год. Распространение: Европа и Средняя Азия.

Platycephala umbraculata **(Fabricius, 1794)**
(Рис. 68–73)

Личинка белая, до 6 мм длиной и 1.5 мм в диаметре. Лицевая маска без сети каналов. Ротоглоточный аппарат сильно склеротизован, ротовой крючок с дополнительными зубцами в 2 ряда, в каждом ряду по 3 зубца. Гипостомальный и цефалофарингеальный склериты слиты. Передние дыхальца с 18–20 папиллами. Спикулы расположены только на вентральной стороне каждого брюшного сегмента. Анальное отверстие продольное и окружено спикулами. Задние дыхальца на поверхности последнего сегмента с 3 отверстиями и 4 короткими разветвленными волосками. Пупарий светло-коричневый со слабо выраженной сегментацией. Одна генерация в год. Распространение: транспалеарктический вид, известен от Европы до Дальнего Востока России.

Семейство Ephydridae – мухи-береговушки

Мухи – обитатели околоводных и других влажных местообитаний. Личинки преимущественно

водные и полуводные, представители многих родов питаются водорослями. В палеарктической фауне только в родах *Clanoneurum* Becker, 1903, *Hydrellia* Robineau-Desvoidy, 1830 и *Psilopa* Fallén, 1823 личинки – минеры листьев растений. На листьях тростника иногда образует мины многоядный вид – ячменный минер *H. griseola* (Fallén, 1813) (Рис. 34–36). Вид не специфичен для тростника; среди его кормовых растений числятся более 100 видов, преимущественно однодольные растения. Распространение: Голарктика, широко распространен.

Семейство Scathophagidae – мухи-скатофагиды

Образ жизни личинок очень разнообразен. Личинки ряда родов – фитофаги, многие из них развиваются на злаках и осоках. Виды – фитофаги на тростнике неизвестны, но с этим растением связан вид *Cleigastra apicalis* (Meigen, 1826) (Рис. 39–44), он указывался также как *Cnemopogon apicalis* (Meigen, 1826). Личинка живет в галлах *Lipara* и в ходах гусениц, в поврежденных стеблях или в галлах на однодольных, в том числе на тростнике, где поедает отмершие растительные ткани, экскременты других обитателей, а также, возможно, является факультативным хищником (Groth 1969). Яйца откладываются внутрь стебля. Взрослая личинка белая, довольно крупная (длина до 9 мм). Ротоглоточный аппарат массивный, черный. Передние дыхальца с многочисленными отверстиями на двух ветвях. Задние дыхальца на небольших стигмофорах с 3 овальными отверстиями, окруженными коричневатой перитремой, и с 4 пучками разветвленных волосков. Вокруг последнего сегмента расположены 12 небольших мембранозных папилл. Зимует куколка в пупарии. Пупарий до 6 мм длиной, темно-коричневый, с разделенной на две части вершиной и с двумя небольшими стигмофорами на заднем конце. Две или три генерации в год. Распространение: Европа.

РАЗДЕЛЕНИЕ РЕСУРСОВ В СООБЩЕСТВЕ ДВУКРЫЛЫХ НАСЕКОМЫХ – ОБИТАТЕЛЕЙ ТРОСТНИКА

Фауна двукрылых насекомых-фитофагов тростника весьма богата. Тростник в Европе используют как кормовое растение более 50 видов Diptera из 8 семейств, относящихся к 3 подотрядам. Кроме того, указывалось на нахождение в галлах *Lipara* единичных экземпляров двукрылых из семейств Limoniidae и Sphaeroceridae (Wolf 1991). Это – случайные обитатели, потребители разлагающейся органики. На погруженных в воду и ил корневых частях растения могут встречаться личинки двукрылых из семейств Chironomidae и Ephydridae. Два семейства с личинками фитофагами представлены большим числом видов; это – Cecidomyiidae и Chloropidae, причем наибольшее число видов относится к последнему семейству. Фауна фитофагов тростника и сопутствующих им видов в азиатской части Палеарктики почти не изучена; существует единственная работа по энтомофауне тростника в целом (Кривошеина и Никулина 1991), хотя описаны некоторые виды из родов *Lipara* и *Platycephala* (Нарчук 1964, 1973, 1976, 1977; Kanmiya 1982). Следует указать также плодовую мушку *Cacoxenus (Phragmitoxenus) marinae* Gornostaev, 1995 (Drosophilidae), ее личинки живут как инквилины в галлах *Lipara lucens* в Таджикистане (Горностаев 1995). Там же на тростнике развивается *Acamptoneurum obliquum* Becker, 1903 (Chloropidae) (Кривошеина и Никулина 1991). Личинки этих видов не описаны.

Тростник имеет огромный ареал и образует обширные заросли. Как доминантное растение он встречается в разнообразных условиях – от мелководий пресных и солоноватых водоемов до надолго пересыхающих участков, имеет мощную надземную часть. Эти факторы влияют на разнообразие фитофагов на тростнике. Сообщества фитофагов и сопутствующих им видов достаточно четко структурированы. Также и сообщество двукрылых насекомых – обитателей тростника демонстрирует четкую структуру; оно разделено топически и трофически, так что ниши некоторых видов перекрываются только частично (Рис. 192–200). Принято выделять три основные параметра многомерного нишевого пространства Хатчинсона (Hutchinson 1957): пространственное, временное и трофическое измерение ниши. Для растительноядных насекомых, значительно более мелких по размеру по сравнению с растением, которым они питаются, пространственный параметр включает три аспекта: географический, биотопический и органотопический (приуроченность к определенному органу растения). Последний часто, но не всегда совпадает с трофическим. Все эти способы разделения ресурсов достаточно четко прослежи-

ваются у двукрылых насекомых – потребителей тростника. Вопросы разделения ресурсов между отдельными видами обитателей тростника обсуждались рядом авторов (Нарчук 1983; De Bruyn 1987; Tscharntke 1989a, b, 1992, 1994).

Ареалы большинства близких видов, развивающихся на тростнике, совпадают не полностью, а только частично перекрываются. Так, ареалы *Lipara lucens* и *L. pullitarsis* на севере Европы захватывают Скандинавию, а *L. similis* не заходит так далеко на север. Различаются восточные и южные границы ареалов видов этого рода. *Calamoncosis minima* распространен практически по всей Палеарктике, а C. *aprica* известен только из Западной Европы. Представители рода *Cryptonevra* – виды *C. nigritarsis* и *C. diadema* – имеют более южное распространение, чем *C. flavitarsis*. Виды – галлообразователи из рода *Lipara* разделены частью по локализации зарослей тростника (Нарчук 1983, 1996), частью – по диаметру заселяемых стеблей (De Bruyn 1987). Из 4 видов рода *Lipara*, обитающих в Европе, *L. similis* предпочитает небольшие участки тростника под пологом леса, а *L. lucens* заселяет открытые обширные заросли тростника. По наблюдениям автора в Белоруссии *L. pullitarsis* обычно заселяет более толстые стебли тростника, чем другие виды рода. Потребители верхушечной точки роста высоких побегов – виды рода *Lipara* и *Platycephala planifrons* – разделены по времени лёта имаго и откладки яиц. Виды *Lipara* – весенние, имаго активны в мае – начале июня, а *P. planifrons* летает в июле – начале сентября.

Обитатели поверхности листьев и влагалищ – хищники-потребители тлей (Syrphidae, Cecidomyiidae и Chamaemyiidae) – резко различаются по размеру тела и, таким образом, могут быть отнесены к различным размерным классам. Обитатели тканей – минеры Ephydridae и Agromyzidae – минируют листья (большинство видов) или влагалища листьев (*Cerodontha (C.) phragmitophila)*. Среди минеров листьев у большинства в каждой мине развивается одна личинка, но у *C. (Poemyza) phragmitidis* мина общая для нескольких личинок.

Остальные рассматриваемые виды – обитатели стеблей. Разделение ниш идет по месту обитания – междоузлия, вершина стебля с точкой роста или боковые побеги. Стебли (соломину) заселяют Cecidomyiidae и Dolichopodidae, но используют ее по-разному. Dolichopodidae минируют стебли, а Cecidomyiidae образуют внутри соломины галлы или живут в сообществе с грибами, мицелием которых личинки питаются. Вершину побега с точкой роста заселяют Cecidomyiidae и Chloropidae, при этом осваиваются боковые побеги (Cecidomyiidae: *Lasioptera arundinis*) или главный стебель (виды Chloropidae). Часть видов Chloropidae – галлообразователи (*Lipara)*, другие не образуют четко выраженных галлов (*Platycephala*). Виды *Platycephala* разделены по типу заселяемых стеблей: оба вида живут в побегах и повреждают точку роста, но заселяют побеги разного возраста. Личинки *P. planifrons* живут на вершине выросших стеблей, имеющих несколько узлов и междоузлий, а личинки *P. umbraculata* развиваются в молодых побегах, только появляющихся из-под земли, междоузлия которых еще не вытянулись, и листья не раскрылись (Нарчук 1983). С типом заселяемых стеблей связано и биотопическое разделение этих видов. Первый вид встречается на разнообразных зарослях тростника, а последний заселяет тростник, растущий только на сухих местах, где молодые побеги не заливаются водой.

Другие виды Chloropidae из родов *Calamoncosis* и *Cryptonevra*, а также Anthomyzidae и Drosophilidae – инквилины галлообразователей. Если все виды *Cryptonevra* и *Calamoncosis minima* живут в сообществе с видами *Lipara,* то *C. aprica* – в сообществе с *Platycephala*. Личинки *Cleigastra apicalis* (Scathophagidae), в отличие от большинства обитателей тростника, – копро- или некрофаги; комменсалы других обитателей тростника, живут в ходах гусениц Noctuidae (*Archanara* spp. и *Arenostola* spp.) или в галлах *Lipara*.

Среди фитофагов тростника имеются многоядные виды и олигофаги, особенно среди минеров Agromyzidae и Ephydridae, однако большинство видов – монофаги этого растения. Из минеров листьев только *Hydrellia griseola*, (Ephydridae) – полифаг и случайный обитатель тростника. Немногие виды – олигофаги: минер *Cerodontha (C.) pragmitophila* развивается также на близком к тростнику крупном злаке *Arundo donax*, а *Cerodontha (Poemyza) phragmitidis* – на не столь близком филогенетически, но также довольно крупном злаке *Calamagrostis epigeios*. Все обитатели стеблей и галлообразователи из семейств Cecidomyiidae и Chloropidae – строгие монофаги этого растения, в целом монофагия свойствен-

на всем галлообразователям. Монофагия на тростнике характерна для всех палеарктических видов родов *Lipara* и *Cryptonevra* (Chloropidae), хотя первые являются галлообразователями, а вторые – инквилинами. В других родах этого семейства ситуация отличается. Виды из рода *Calamoncosis*, кроме двух тростниковых инквилинов, имеют другие кормовые растения; в частности *C. glyceriae* Nartshuk, 1958 развивается на злаке *Glyceria* R. Brown, 1810, а *C. aspistylina* Duda, 1935 – на злаке *Digraphis arundinaceae* (Linnaeus) Trinius, 1820. К сожалению, для других видов рода *Calamoncosis* кормовые растения неизвестны. В роде *Platycephala* преобладающее большинство палеарктических видов развивается на тростнике, и лишь *P. sasae* Nartshuk, 1973 – на бамбуке рода *Sasa* Makino & Shibata, 1901. Состав и структура сообщества злаковых мух этого крупного злака имеет много общих черт с тростниковым сообществом Chloropidae (Нарчук 1974).

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проекты № 11-04-00185а, 11.04.10047), программы Президиума РАН «Происхождение и эволюция биосферы». В ходе работы использована «Уникальная коллекция ЗИН РАН (УФЛ ЗИН рег. № 2-2.20)». Автор благодарен двум анонимным рецензентам за ценные замечания и добавления. Исследование было проведено при финансовой поддержке Министерства образования и науки Российской Федерации.

ЛИТЕРАТУРА

Бешовски В.Л. 1995. Определителна таблица за видовете от род *Lipara* Meigen, 1830 в България по техните възрастни, ларви и гали (Diptera: Chloropidae). *Acta entomologica Bulgarica*, **2**: 5–10.

Горностаев Н.Г. 1995. Обзор мух-дрозофилид (Diptera: Drosophilidae) Средней Азии и Казахстана. *Энтомологическое обозрение*, **74**(1): 214–223.

Гудков Д.И., Ужевская С.Ф., Назаров А.Б., Колодочка Л.А., Дьяченко Т.Н. и Шевцова Н.Л. 2005. Поражение тростника галлообразующими членистоногими в водоемах зоны отчуждения Чернобыльской АЭС. *Гидробиологический журнал*, **41**(5): 92–99.

Емельянов А.Ф. 1967. Некоторые особенности распределения насекомых-олигофагов по кормовым растениям. *Чтения памяти Н.А. Холодковского.* Доклады на 19-м ежегодном чтении. Ленинград, Наука: 28–65.

Кривошеина М.Г. и Никулина О.Н. 1991. Комплекс насекомых, развивающихся в тростнике южном (*Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud). *Научные доклады Высшей школы. Биологические науки*, **5**: 49–56.

Мамаев Б.М. и Кривошеина Н.П. 1965. Личинки галлиц. Наука, Москва, 278 с.

Мяло Е.Г. 1962. Особенности размещения тростника внутри ареала. *Бюллетень МОИП. Отделение биологии*, **67**(1): 83–95.

Мяло Е.Г., Горянова И.Н., Варна Н.П. и Мельникова Н.И. 1980. Структура ареалов растений широкого географического распространения на примере пырея ползучего и тростника обыкновенного. Экология фитоценозов и их динамика. Москва, Московский филиал Географического о-ва СССР: 42–55.

Нарчук Э.П. 1964. Новый род и новые виды злаковых мух (Diptera, Chloropidae) из Казахстана. *Труды Зоологического института АН СССР*, **34**: 302–324.

Нарчук Э.П. 1973. Новые виды злаковых мух (Diptera, Chloropidae) Палеарктической фауны. *Энтомологическое обозрение*, **52**(1): 215–227.

Нарчук Э.П. 1974. Злаковые мухи (Diptera, Chloropidae) бамбуков *Sasa* Makino et Shibata на Сахалине и Курильских о-вах. Сообщение II. Общий анализ фауны. *Энтомологическое обозрение*, **53**(3): 695–703.

Нарчук Э.П. 1976. Новый вид злаковых мух из рода *Lipara* Meigen (Diptera: Chloropidae). *Труды Зоологического института АН СССР*, **67**: 117–121.

Нарчук Э.П. 1977. Злаковые мухи рода *Lipara* Meigen (Diptera: Chloropidae), их биология и паразиты в Монголии. *Насекомые Монголии*, **5**: 711–715.

Нарчук Э.П. 1983. Разделение ресурсов, экологическая ниша и видообразование у растительноядных насекомых. *Журнал общей биологии*, **44**: 5–6.

Нарчук Э.П. 1996. Система растение – фитофаг на примере тростника и его консументов. *Журнал общей биологии*, **57**(5): 628–639.

Цвелёв Н.Н. 1976. Злаки СССР. Наука, Ленинград, 1788 с.

Цвелёв Н.Н. 1987. Система злаков (Poaceae) и их эволюция. *Комаровские чтения*, **37**: 1–75.

d'Aguillar J. 1953. Contribution a'l'étude des Diptères (9 Note). La larve de *Calomoncosis minima* Strobl (Dipt.: Chloropidae). *Bulletin de la Société entomologique de France*, **58**(5): 72–76.

Ailstock M.S., Norman C.M. and Bushmann P.J. 2001. Common reed *Phragmites australis*: control and effects upon biodiversity in freshwater nontidal wetlands. *Restoration Ecology*, **9**(1): 49–59.

Athen O. and Tscharntke T. 1990. Insect communities of *Phragmites* habitats used for sewage purification: ef-

fects of age and area habitats on species richness and herbivore-parasitoid interactions. *Limnologica*, **29**(1): 71–74.

Blossey B. and Weber J.T. 2000. First Virginia records of four European insects herbivores of *Phragmites australis*. *Banisteria*, **16**: 29–35.

Blossey B., Schwarzländer M., Häfliger P., Casagrande R. and Tewksbury L. 2002. Common Reed. In: Van Driesche R., Lyon S., Blossey B., Hoddle M. & Reardon R (Eds). Biological control of invasive plants in the Eastern United States. USDA Forest Service, Publication FHTET: 131–138 (http://www.invasive.org / eastern/biocontrol/9Common Reed.html).

Buhr H. 1965. Bestimmungstabellen der Gallen (Zoo- und Phytocecidien) an Pflanzen Mittel- und Nordeuropas. Jena Fischer Verlag, **2**: 763–1572.

Chambers R.M., Meyerston L.A. and Saltonsyal K. 1999. Expansion of *Phragmites australis* into tidal wetlands of North America. *Aquatic Botany*, **64**: 261–273.

Chvála M., Doskočil J., Mook J.H. and Pokorný V. 1974. The genus *Lipara* Meigen (Diptera: Chloropidae); systematics, morphology, behaviour, and ecology. *Tijdschrift voor Entomologie*, **117**(1): 1–25.

Cornell H.V. 1984. Geographic texture of herbivore richness patterns on host plants. *Bulletin of the Entomological Society of America*, **30**: 6–15.

De Bryun L. 1987. Habitat utilization of three West-European *Lipara* species (Diptera: Chloropidae), as pest of the Common Reed, *Phragmites australis*. *Meddelingen van de Faculteit Landbouwwetenschappen Rijksuniversiteit Gent*, **52**(2a): 267–272.

De la Cruz A.A. 1978. The production of pulp from marsh grass. *Economic Botany*, **32**: 46–50.

Dely-Dráskovits Á., Vásárhely T. and Bächli G. 1992. Die Bedeutung der Schilfbestand aus entomologischer Sieht. *Mitteilungen der entomologischen Gesellschaft Basel*, **42**(2): 46–52.

Durska B. 1970. Changes in the read (*Phragmites communis* Trin.) condition caused by diseases of fungal and animal origin. *Polskie Archivum Hydrobiologii*, **17**(30): 373–396.

Erdös J. 1957. Recentiores observations entomocoenologicae in *Phragmites communis* Trin. *Állatani közlimenek*, **46**: 49–65.

Gregarick A.A. 1959. Bionomics of the rice leaf miner *Hydrellia griseola* (Fallén) in California (Diptera: Ephydridae). Berkley, University of California, 30 p.

Griffiths B.A. 1963. A revision of the Palaearctic species of the *nigripes* group of the genus *Agromyza* Fallén (Diptera: Agromyzidae). *Tijdschrift voor Entomologie*, **106**: 113–168.

Grochowska M. 1994. The morphology of *Plarycephala planifrons* (Fabricius, 1798) (Diptera: Chloropidae). *Annales Universitatis Maria Curie-Skłodowska. Sectio C. Biologia*, **46**(1991): 147–162.

Grochowska M. 2002. Remarks on morphology of immature stages, biology and life-cycle of *Calamoncosis aprica* (Meigen, 1830) (Diptera: Chloropidae). *Deutsche entomologische Zeitschrift*, **49**(2): 279–290.

Grochowska M. 2006a. Morphology of preimaginal stages of *Lipara similis* Schiner 1854 (Diptera: Chloropidae) – a parasite of the common reed (*Phragmites australis* (Cav.) Trin.). *Deutsche entomologische Zeitschrift*, **53**(2): 256–263.

Grochowska M. 2006b. Remarks of the morphology and biology of *Cleigastra apicalis* (Meigen, 1826) (Diptera: Scathophagidae). *Acta Zoologica (Stockholm)*, **87**(4): 247–252.

Grochowska M. 2006c. Morphology of preimaginal stages of *Lipara pullitarsis* Doskočil et Chvála 1971 (Diptera: Chloropidae) – a gall-forming fly in the common reed (*Phragmites australis*). *Entomologica Fennica*, **17**(4): 387–393.

Grochowska M. 2007a. Morphology of preimaginal stages of *Lipara rufitarsis* (Loew) (Diptera: Chloropidae) – a parasite of the common reed (*Phragmites australis* (Cav.) Trin.) *Annals de la Société entomologique de France*, **43**(1): 57–62.

Grochowska M. 2007b. Morphology of preimaginal stages of *Cryptonevra nigritatsis* (Duda, 1939) (Diptera: Chloropidae) – an inquiline in galls, formed by *Lipara* flies on common reed (*Phragmites australis*). *Deutsche entomologische Zeitschrift*, **54**(1): 143–149.

Grochowska M. 2008a. Morphology of preimaginal stages of *Cryptonevra flavitarsis* (Diptera: Chloropidae) – an inquiline in galls by *Lipara* flies on common reed. *Entomologica Fennica*, **19**(1): 18–24.

Grochowska M. 2008b. Morphology of preimaginal stages of *Incertella zuercheri* Duda, 1933 (Diptera: Chloropidae) – an inquiline in galls formed by *Lipara* flies on common reed (*Phragmites australis* (Cav.) Trin.). *Annales de la Société entomologique de France (n. s.)* **44**(2): 181–184.

Grochowska M. 2008c. Morphology of preimaginal stages of *Cryptonevra diadema (Meigen, 1830)* (Diptera: Chloropidae) – an inquiline in galls by *Lipara* formed by *Lipara* flies on common reed (*Phragmites australis* (Cav.) Trin.). *Deutsche entomologische Zeitschrift*, **55**(1): 129–136.

Grochowska M. 2011. A study of the biology of *Lipara* Meigen, 1830 (Diptera, Chloropidae) flies inhabiting the the apical part of stems of *Phragmites australis* (Cavanilles) Trinius ex Steudel, 1841. Lublin. Wydawnictwo Uniwersytetu Marie Curie-Skłodowskiej. 124 p.

Groth U. 1969. Zur Entwucklung und Biologie von *Cnemopogon apicalis* Wied. (Diptera, Cordiluridae). *Wissenschaftliche Zeitschrift der Ernst Moritz-Arndt Universität Greifswald, Mathematisch-Naturwissenschaftliche Reihe*, **18**(1/2): 85–92.

Häfliger P. 2007. Damage based identification key for endophagous herbivores on Common Reed (*Phragmites*

australis). CABI Europe – Schwitzerland. http://www.cabi.org/Phragmites/index/html

Häfliger P. and Schwarzländer M. 2000. Shoot flies, gall midges, and rhizome mining moths associated with common reed in Europe and their potential for biological control. *Proceedings of the X International Symposium on Biological control of Weeds,* 4–14 July 1999, Montana State University, Bozeman, Montana, USA: 397–420.

Häfliger P., Schwarzländer M. and Blossey B. 2005. Biology of *Platycephala planifrons* (Diptera, Chloropidae) and its potencial effectivnees as biological control agent for invasive *Phragmites australis* in North America. *Biological control*, **34**(3): 302–311.

Heeger E. 1856. Neue Metamorphosen einiger Dipteren. *Sitzungsberichte der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Klasse der Keiserlichen Akademie der Wissenschaften*, **20**(1): 335–350.

Hendel F. 1926. Blattminenkunde Europas. I. Die Dipterenminen. Wien, 64 p.

Hennig W. 1943. Die Larve *Haplegis nigritarsis* Duda (Diptera: Chloropidae). *Arbeiten über physiologische und angewandte Entomologie*, **10**(1–4): 117–123.

Hutchinson G.E. 1957. Concluding remarks. Cold Spring Harbor Symposium. *Quantitative Biology*, **22**: 415.

Ismay J.W. 1980. Recent records of *Eribolus* (Dipt.: Chloropidae). *Entomologist's Monthly Magazine*, **115**(1979): 96.

Janzen D.H. 1973. Host plants as islands. II. Competition in evolutionary and contemporary time. *American Naturalist*, **107**: 786–790.

Kanmiya K. 1982. The Japanese species of the genus *Lipara* Meigen (Diptera: Chloropidae), with descriptions of three new species and a new record. *Kurume University Journal*, **31**(1): 37–55.

Karis A.M., Blaustein A.R. and Alio J.J. 1980. Host as islands. *American Naturalist*, **116**: 570–586.

Lawton J.H. and Schröder D. 1977. Effect of plant type, size of geographical range and taxonomic isolation on number of insect species associated with British plants. *Nature*, **265**: 137–140.

Lübben H. 1908. *Thripticus smaragdinus* Gerst. und seine Lebensgeschichte. *Zoologisches Jahrbücher. Abteilung für Systematik, Geographie und Biologie der Tiere*, **26**: 319–332.

McAlpine J.F. and Tanasijtshuk V.N. 1972. Identity of *Leucopis argenticollis* and description of a new species (Diptera: Chamaemyiidae). *The Canadian Entomologist*, **104**: 1865–1875.

Nowakowski J.T. 1973. Monographie der europäischen Arten der Gattung *Cerodontha* Rond. (Diptera, Agromyzidae). *Annales zoologici (Warszawa)*, **31**(1): 1–327.

Opler P.A. 1974. Oaks as evolutionary islands for leafmining insects. *American Scientist*, **62**(1): 67–73.

Przhiboro A.A. and Skuhravá M. 2003. New data on distribution of *Giraudiella inclusa* (Diptera: Cecidomyiidae). *Zoosystematica Rossica*, **11**(2): 373–374.

Rey J.R., McCody E.D. and Strong D.R., Jr. 1981. Herbivore pests, habitat islands, and the species area relationship. *American Naturalist*, **117**: 611–622.

Roberti D. 1946. La *Phenobremia aphidimyza*. *Bollettino della Istituto di Entomologia della Universitá degli stadi di Bologna*, **15**: 233–256.

Roháček J. 2006. A monograph of Palaearctic Anthomyzidae (Diptera). Part 1. *Časopis slezského zemského muzea. Série A. Vědy přírodní*, **55**. Supplement 1: 1–328.

Rotheray G.E. 1993. Colour guide to hoverfly larvae (Diptera, Syrphidae). *Dipterists Digest*, **9**:113–121.

Ruppolt W. 1957. Zur Biologie der cecidogenen Diptere *Lipara lucens* Meigen (Chloropidae).*Wissenschaftliche Zeitschrift der Ernst Moritz Arndt-Universität Greifswald. Mathematisch-naturwissenschafte Reihe*, **6**(5/6):279–292.

Sabrosky C.W. 1958. A *Phragmites* gall-maker new to North America (Diptera: Chloropidae). *Proceedings of the Entomological Society of America*, **60**(5): 231.

Skuhravá M. and Skuhravý V. 1960. Bejlomorky. Praha: 271 p.

Skuhravá M. and Skuhravý V. 1981. Die Gallmücken (Diptera: Cecidomyiidae) des Schilfes (*Phragmites communis* Trin.). *Studie CSAV*, **3**. Praha, Akademia: 150 p.

Skuhravý V. 1980 (1977). Diptera attacking common reed stands in Czechoclovakia (*Phragmites communis*). *Dipterologica bohemoslovaca*, **2**: 417–418.

Skuhravý V. 1981 (Ed.). Invertebrates and vertebrates attacking common reed stands (*Phragmites communis*) in Czechoslovakia. *Studie CSAV*. **1.** Praha, Akademia: 113 p.

Southwood T.R.E., Moran V.C. and Kennedy C.E.J. 1982. The richness, abundance and biomass of the arthropod communites on trees. *Journal of Animal Ecology*, **51**: 635–649.

Strong D.R., Jr. 1974. Rapid asymptotic species accumulation in phytophagous insect communities the pest of cacao. *Science*, **185**(4156): 1064–1066.

Strong D.R., Jr. 1979. Biogeographic dynamics of insects-host plant communities. *Annual Review of Entomology*, **24**: 89–119.

Strong D.R., Jr. and Levin D.A. 1979. Species richness of plant parasites and growth form of hosts. *American Naturalist*, **114**(1): 1–22.

Tewksbury L., Casagrande R., Blossey B., Hälfliger P. and Schwarzländer M. 2002. Potential for biological control of *Phragmites australis* in North America. *Biological Control*, **23**: 191–212.

Theowald Br. 1961. Diptera uit de sigaargal van het riet (*Phragmites communis* Trin.). *Entomologische Berichten*, **21**: 108–109.

Tscharntke T. 1989a. Changes in shoot grouth of *Phragmites australis* caused by the gall maker *Gerauduella inclusa* (Diptea: Cecidomyiidae). *Oikos*, **54**: 370–377.

Tscharntke T. 1989b. Attack by a stem-boring moth increases susceptibility of *Phragmites australis* to gall-making by a midge: mechanisms and effects on midge population dynamics. *Oikos*, **55**: 93–100.

Tscharntke T. 1992. Phragmentation of *Phragmites* habitats, minimum variable population size, habitat suitability, and local extinction of moths, midges, flies, aphids, and birds. *Conservation Biology*, **6**(4): 530–536.

Tscharntke T. 1994. Tritrophic interactions in gallmaker communities on *Phragmites australis*: testing ecological hypotheses. In: Price P.W., W.J. Mattson, Y.N Barabchikov (Eds). The ecology and evolution of gall-forming insects . USDA, North Central Forest Experiment Station. St. Paul, MN,USA, General Technical Report NC–174: 73–92.

Venturi F. 1946. Studio biologico del genere *Cerodontha* Rond. (Diptera, Agromyzidae). *Redia, Giornale di entomologia*, **31**: 197–226.

Vimmer A. 1925. Larvy a kukly dvoukřidlého hmyzu středoevropského. Praha: 348 p.

Waitzbauer W. 1969. Lebensweise und Produktionsbiologie der Schifgallenfliege *Lipara lucens* Mg. (Diptera, Chloropidae). *Sitzungsberichte Östereichische Akademie der Wissenschaften. Mathematisch-naturwissenschaften Klasse. Abteilung 1*, **178**(5–8): 175–242.

Waitzbauer W. 1971 (1970). Beitrag zur Morphologie einiger Gallmückenlarven und – pupen (Cecidomyiidae: Diptera). *Anzeiger Östereichische Akademie der Wissenschaften. Mathematisch-naturwissenschaften Klasse*, **107**: 212–221.

Waitzbauer W., Pruscha H. and Picher O. 1973. Faunistisch-ökologische Untersuchungen an schilfbewohnenden Dipteren im Schilfgürtel des Neusiedler Sees. *Sitzungsberichte Östereichische Akademie der Wissenschaften. Mathematisch-naturwissenschaften Klasse. Abteilung 1*, **181**(6): 111–136.

Wapshere A.J. 1974. Host specifiry of phytophagous organisms and the evolutionary centres of plant genera or subgenera. *Entomophaga*, **19**: 301–309.

Wolf H. 1991. Bewohner von Schlifgallen in Langen (Hessen). *Hessische faunistische Breife*, **11**(2): 31–33.

Zwölfer H.A. 1987. A species richness, species packing and evolution in insect-plant systems. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *Ecological Studies*, **61**: 301–319.

Представлена 30 марта 2009; принята 31 августа 2011.